

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 122, вып. 4 2017 Июль – Август
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 122, part 4 2017 July – August
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Киселева Н.В.</i> Состояние европейской норки в России и пути сохранения вида	3
<i>Минеев О.Ю., Минеев Ю.Н.</i> Динамика численности и распределение белой куропатки в восточноевропейских тундрах России	8
<i>Тимофеев А.Н.</i> Этология веретеницы ломкой <i>Anguis fragilis</i> L., 1758 на грунтовых дорогах в лесных экосистемах	19
Цуриков М.Н. Некоторые особенности Coleoptera (Insecta) основных типов местообитаний заповедника Галичья гора	24
<i>Тоскина И.Н.</i> <i>Ptilinastidius mirabilis</i> gen. n., sp. n. – новые род и вид жуков-точильщиков из Бразилии (Coleoptera: Ptilinidae: Ptiliniinae)	30
<i>Шевелева Н.Г., Тимошкин О.А., Мишарина Е.А.</i> Динамика зоопланктонных сообществ мелководья Северного Байкала во время цветения воды из-за обилия зеленых нитчатых водорослей <i>Spirogyra</i> spp. (Chlorophyta, Zygnematales) в 2013–2014 гг.	35
<i>Завьялова Н.Е.</i> К юбилею Нонны Робертовны Мейер-Меликян (1937–2003)	45
<i>Болиховская Н.С., Козликин М.Б., Шуньков М.В., Ульянов В.А., Фаустов С.С.</i> Новые данные в палинологии уникального памятника палеолита Денисова Пещера на северо-западе Алтая	46
<i>Габараева Н.И., Григорьева В.В., Цинман П.А.</i> Механизмы формирования экзины и их значение для многообразия структуры	61
<i>Ершова Е.Г., Чендев Ю.Г., Александровский А.Л., Шаповалов А.С., Пономаренко Е.В.</i> Реконструкция природной среды на основе анализа болотных отложений в бассейне верхнего течения Ворсклы (Белгородская область)	71
<i>Завьялова Н.Е., Полевова С.В., Теклева М.В., Богданов А.Г.</i> Перспективы развития методик изучения ископаемых спородерм	80
<i>Носова М.Б., Северова Е.Э., Волкова О.А.</i> Антропогенное воздействие на растительность Полистово-Ловатской болотной системы по палинологическим данным	87
<i>Полевова С.В.</i> Темпы развития спородермы у <i>Aristolochia clematitidis</i> L. и <i>Aristolochia manshuriensis</i> Kom.	96
<i>Посевина Ю.М., Северова Е.Э.</i> Динамика пыльцевого дождя в Рязани: первые волюметрические данные	102
<i>Тельнова О.П.</i> Морфология и ультраструктура девонских <i>Ancyrospora melvillensis</i> Owens . . .	109

УДК 502.743 – 599.74

СОСТОЯНИЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ НОРКИ В РОССИИ И ПУТИ СОХРАНЕНИЯ ВИДА

Н.В. Киселева¹

Европейская норка (*Mustela lutreola* (Linnaeus, 1761)) – один из кандидатов для включения в основные списки видов нового издания Красной книги РФ. В начале XIX в. норка обитала на огромной территории – от восточных границ Испании до Иртыша. Однако уже к середине XIX в. она исчезла на большей части своего ареала. В XX в. ее ареал продолжал уменьшаться, а численность сократилась на 90%. В настоящее время норка считается самым уязвимым млекопитающим Европы, ей присвоен статус CR (*Critically Endangered* – вид, находящийся в критическом состоянии). Современный ареал европейской норки в России состоит из разрозненных изолированных территорий обитания и, если срочно не начать работу по сохранению и восстановлению вида, европейская норка исчезнет с территории России. Предложены два пути: сохранение диких группировок европейской норки и создание новых поселений в местах ее прежнего обитания, в том числе из животных, рожденных в неволе. Разведение в неволе может явиться полезным инструментом для поддержания генетического разнообразия и численности вида в дикой природе.

Ключевые слова: европейская норка, распространение, Красная книга РФ, пути сохранения вида.

Сохранение видового и генетического разнообразия – одна из главных проблем, стоящих перед современным человечеством. Темпы вымирания видов остаются высокими, и лишь некоторым видам, обитающим в надежно защищенных местобитаниях, удастся самостоятельно восстановить свою численность до уровня жизнеспособных популяций. Задача ученых состоит в том, чтобы выявить виды, которым угрожает вымирание и разработать меры, которые предотвратят их исчезновение. В этих целях Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП) учредил Красную книгу. Начиная с 1966 г., выходят ее тома, посвященные разным группам животных и растений, которым угрожает исчезновение в масштабе целой планеты. В 1982 г. было принято постановление Совета Министров РСФСР «Об учреждении Красной книги РСФСР». В 2001 г. появилась Красная книга РФ (Красная книга ..., 2001), в настоящее время готовится ее переиздание, рассматривается состояние видов, которые планируются включить в ее состав.

Одним из кандидатов для включения в основные списки видов нового издания Красной книги РФ является европейская норка (*Mustela lutreola* (Linnaeus, 1761)). В начале XIX в. норка обитала на огромной территории – от восточных границ

Испании до Иртыша. Однако к середине XIX в. она исчезла на большей части своего ареала. В XX в. ее ареал продолжал сокращаться и в настоящее время норка считается самым уязвимым млекопитающим Европы, ей присвоен статус СК (*Critically Endangered*), так как ее численность сократилась на 90% (The IUCN Red List..., 2016).

В России европейская норка включена почти во все Красные книги регионов, где она некогда обитала. Однако во многих региональных Красных книгах о ней нет достоверных сведений. При описании европейской норки зачастую неверно указаны данные о ее биологических особенностях (наличие диапаузы или латентного периода в беременности, сроки гона), приведены фотографии американской норки вместо европейской (<http://www.iz-article.narod.ru>; <http://www.redbookkz.inf>). В качестве причин исчезновения указан стандартный набор факторов, таких как уничтожение береговой растительности, сплав, осушение пойменных озер, загрязнение водоемов. В некоторых Красных книгах в качестве причин исчезновения указаны болезни: болезнь Ауэски, паратиф, чума плотоядных и др. (<http://www.redbookkz>; <http://redbook-nn.ru>), хотя факты болезни и гибели животных от этих инфекций не доказаны. Наблюдения за европейскими норками в Беларуси, Эстонии,

¹ Киселева Наталия Владимировна – ст. науч. сотр. Ильменского государственного заповедника, канд. биол. наук (natakis17@gmail.com).

Испании не выявили у европейских норок этих болезней (Sidorovich et al., 2001; Palazon et al., 2002; Maran, 2007). Для сохранения европейской норки предложено организовать защиту жизнеспособных популяций на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), хотя существование диких популяций не подтверждено (<http://ib.komisc.ru/add>). Некоторые заповедники и национальные парки в списках видов приводят европейскую норку как вид, обитающий на их территориях, основываясь на исторических и устаревших сведениях, что создает впечатление о существовании вида, в то время как он давно исчез (Киселева, 2012; Скуматов, 2015). Исследователи, занимающиеся проблемой сохранения европейской норки, признают, что в настоящее время основная причина исчезновения европейской норки – это повсеместное распространение американской норки (*Neovison vison*), появившейся в дикой природе на европейском континенте в первой половине XX в. (Sidorovich et al., 2001; Macdonald et al., 2002; Maran, 2007; Kiseleva, 2016).

По внешнему виду американская и европейская норки сходны, но в природе не скрещиваются между собой, так как их генотипы имеют разное число хромосом (американская норка – 30, европейская – 38), а также различные сроки гона. Известен только один случай, когда в условиях неволи самец американской норки покрыл самку европейского вида, однако приплода не было (Терновский и др., 1994).

Численность европейской норки в РФ в настоящее время находится на предельно низком уровне, ее распространение в европейской части России фрагментарно (Скуматов, 2015), поэтому предложено исключить этот вид из числа охотничьих и внести в основной список видов нового издания Красной книги РФ. В последнее десятилетие имеются лишь единичные случаи находок европейской норки с помощью камер-фотоловушек, однако в этих же местах в эти годы чаще регистрируется только американская норка (Скуматов, 2015). По данным 2003–2006 гг. численность европейской норки оценивалась в 20 000 особей (Туманов, 2009), однако эти цифры не были основаны на данных учетов в конкретных местообитаниях (Maran et al., 2016 <http://www.iucnredlist.org/>). Малочисленность и разрозненность сохранившегося населения европейской норки создает угрозу сокращения генетического разнообразия, увеличения инбридинга и как следствие – возрастание риска исчезновения вида.

Почти повсеместное распространение американской норки делает невозможным применение общепринятых мер по сохранению европейской норки (создание ООПТ, охрана территорий, ограничение охоты и т.д.). В случае с европейской норкой простая охрана территории – неработающий метод. Некоторые отечественные специалисты убеждены, что сохранение и восстановление европейской норки возможно только на островах, где отсутствует американская норка и прибытие инвазивного вида невозможно. Распространение этого мнения связано с тем, что опыт сохранения европейской норки на островных территориях известен довольно широко. В 1981 г. по инициативе ученых Новосибирского Биологического института СО РАН (сейчас Институт систематики и экологии СО РАН) Д.В. Терновского и Ю.Г. Терновской были проведены выпуски европейских норок на острова Курильской гряды (Кунашир, Итуруп, Шикотан) (Терновский и др., 1994). На о-ве Кунашир европейская норка прижилась и встречается в настоящее время (<http://sakhalinmedia.ru>). Успешные выпуски европейской норки, выращенной в условиях неволи, на о. Хийумаа (Hiiumaa) проводятся в Эстонии, начиная с 2000 г. (Maran, 2007).

В гораздо меньшей степени известны результаты работы по восстановлению популяций европейской норки на материковых территориях. В Испании в 1999 г. была разработана Стратегия сохранения европейской норки. Начиная с 2000 г., Университетом Барселоны и Департаментом сельского хозяйства, животноводства, рыбного хозяйства, продовольствия и окружающей природной среды (ДААМ) при Правительстве Каталонии начал осуществляться проект по оценке воздействия американской норки на аборигенную фауну. Данный проект являлся составной частью трех программ: европейской Программы мониторинга хорька (2000–2002 гг. и 2006–2008 гг.), испанской Программы мониторинга, направленной на контролирование американской норки и защиты находящийся под угрозой исчезновения европейской норки, а также Программы по реинтродукции выдры (1996–1999 гг.). Эти Программы финансировались различными региональными органами власти, Правительством Испании и Программой Евросоюза LIFE в 2001–2008 гг. В Проекте, оценивающим влияние американской норки, сравнивали обилие аборигенных видов до и после ее появления, проверяли, существует ли связь между ее численностью и временными колебаниями относительной численности аборигенных видов. Выяснилось, что и появление, и обилие американской

норки оказали существенное негативное влияние на население пятнистой генетты, европейского хоря и некоторых видов местных рыб (Melero et al., 2012). В 2003 г. при университете Барселоны была учреждена Ассоциация европейской норки (the European Mink Association), деятельность которой поддерживается администрацией провинций Испании. Совместными усилиями всех организаций проводятся работы по контролю над численностью американской норки, сохранению европейской норки и других видов млекопитающих, которые населяют речные экосистемы Испании (<http://lifelutreaspain.com/en>). В 2014 г. был начат проект «Новые подходы к сохранению европейской норки в Испании» (LIFE Lutreola Spain/ LIFE13 NAT / ES / 001171) для сохранения европейской норки (*Mustela lutreola*) (<http://lifelutreaspain.com/en>), создана сеть мониторинга на р. Эбро (провинция La Rioja). Кроме того, была выкуплена земля в провинциях Наварра (Navarra), Арагон (Aragón) и Валенсия (Valencia), где проводятся работы по основанию новых поселений европейской норки. На всех участках, где выпущена и обитает в настоящее время европейская норка, проводится контроль распространения и численности американской норки. Более 5500 американских норок были уничтожены вокруг и внутри ареала европейской норки. Вполне вероятно, что без такого контроля инвазивной норки аборигенная норка в Испании могла бы уже исчезнуть. Этот проект, финансируемый на 75% европейской комиссией, планируется осуществлять до 2018 г. (общий бюджет проекта 2 536 461 €). Пополнение диких популяций европейской норки и создание новых поселений осуществляется через выпуски норок, рожденных в неволе. В настоящее время в Испании в дикой природе обитают около 500 европейских норок. За выпущенными норками ведется наблюдение с помощью радиослежения, что помогает корректировать последующие работы. Результаты этих исследований участники проекта представляют в виде ежегодных отчетов для финансирующих организаций и публикуют в виде научных статей (Palazon et al., 2002; Zabala et al., 2003; 2006; 2007).

В РФ современное состояние европейской норки весьма печально. Реальное обитание европейской норки в виде малочисленных поселений известно лишь для нескольких областей центральной России (Скуматов, 2015; Туманов, 2016). Таким образом, современный ареал европейской норки в России состоит из разрозненных изолированных территорий обитания с малочисленным населением вида и, если срочно не начать работу

по сохранению этого зверька и восстановлению его численности, европейская норка исчезнет с территории России. Среди некоторых зоологов существует мнение, что включение европейской норки в основные списки видов Красной книги РФ повлечет за собой снижение добычи американской норки из-за боязни охотников случайно отловить краснокнижный вид, что вызовет увеличение численности инвазивного вида и, следовательно, окажет негативное влияние на европейскую норку. Следует отметить, что в большинстве регионов американская норка давно уже не является значимым промысловым видом из-за низкой стоимости шкурок и обилия более качественной клеточной пушнины, т.е. фактор охоты уже не является сдерживающим для распространения инвазивного вида.

Для России пока еще существуют два пути сохранения вида. Первый предусматривает сохранение диких группировок европейской норки, определение их численности, состояния мест обитания, наличия в этих территориях американской норки. Для каждой обнаруженной группировки европейской норки должны быть определены меры по сохранению, исходя из конкретных условий, необходим мониторинг населения американской норки и ее удаление из поселений европейской норки.

Второй путь заключается в создании новых поселений европейской норки в местах ее прежнего обитания, в том числе из животных, рожденных в неволе. Животные, разведенные в неволе, могут являться генетическим резервом в случае падения численности дикого населения вида на той или иной территории. Кроме того, особи, рожденные в неволе, могут быть использованы для поддержания генетического разнообразия и укрепления существующего в определенной области населения или реинтродукции вида в дикую природу. Конечно, для того чтобы выращенные в неволе норки выжили в условиях дикой природы, необходима специальная адаптация. Существуют обобщенные результаты многолетних выпусков разных видов животных, выращенных в условиях неволи (Biggins et al., 1998; Maran et al., 2009). Положительный опыт реализации программ восстановления видов получили американские зоологи при восстановлении черноногого хорька *Mustela nigripes* (Miller et al., 1988), а испанские и эстонские зоологи при восстановлении населения европейской норки. В Ильменском заповеднике много лет разводят европейскую норку, разработана система тестирования норок для оценки успешности освоения ими новой незнакомой среды. Реин-

продукционная биология – новая область науки, находящаяся в стадии становления, но с каждым годом исследователями предлагается все больше эффективных методов выпуска в дикую природу животных, выращенных в неволе (Biggins et al., 1999; Razzetti et al., 2002). Использование имеющегося опыта реинтродукции с учетом конкретных местных условий поможет сохранить европейскую норку в России.

Указанные пути сохранения европейской норки могут и должны дополнять друг друга. Они предполагают управление населением животных,

проведение генетических исследований, осуществление контроля за состоянием животных, а также мониторинг численности и перемещений. Трудности реализации программы восстановления европейской норки связаны, на наш взгляд, не столько с биологическими проблемами, сколько с организационными – необходимость согласований между разными ведомствами, каждое из которых будет иметь свое видение проблемы и пути ее решения. Тем не менее необходимо уже сейчас начинать работу по сохранению и восстановлению этого вида, пока еще не поздно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Красная книга Российской Федерации (животные). М., 2001. 862 с. [Krasnaya kniga Rossijskoj Federatsii (zhivotnye). M., 2001. 862 s.]
- Скуматов Д.В. Фактическое состояние европейской норки (*Mustela lutreola*) в регионах РФ и значение Красной книги для существования вида // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия в регионах Российской Федерации. Красная книга как объект государственной экологической экспертизы: мат-лы межрег. науч.-практ. конф. (Пермь, 27–29 октября 2015 г.). Пермь, 2015. С. 153–157 [Skumatov D.V. Fakticheskoe sostoyanie evropejskoj norki (*Mustela lutreola*) v regionakh RF i znachenie Krasnoj knigi dlya sushchestvovaniya vida // Aktualnye problemy sokhraneniya bioraznoobraziya v regionakh Rossijskoj Federatsii. Krasnaya kniga kak ob'ekt gosudarstvennoj ekologicheskoy ekspertizy: mat-ly mezhhreg. nauch.-prakt. konf. (Perm', 27–29 oktyabrya 2015 g.). Perm', 2015. S. 153–157].
- Киселева Н.В. Современные проблемы европейской норки (анализ данных региональных Красных книг) // Животные: экология, биология и охрана. Мат-лы всерос. науч. конф. Саранск, 2012. С. 185–188 [Kiseleva N.V. Sovremennye problemy evropejskoj norki (analiz dannykh regional'nykh Krasnykh knig // Zhivotnye: ekologiya, biologiya i okhrana. Mat-ly vseros. nauch. konf. Saransk, 2012. S. 185–188].
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология кунцеобразных. Новосибирск, 1994. 223 с. [Ternovskij D.V., Ternovskaya Yu.G. Ekologiya kunitseobraznykh. Novosibirsk, 1994. 223 s.]
- Туманов И.Л. Редкие хищные млекопитающие России (мелкие и средние виды). СПб, 2009. 448 с. [Tumanov I.L. Redkie khishchnye mlekopitayushchie Rossii (melkie i srednie vidy). SPb, 2009. 448 s.]
- Туманов И.Л. Сохраним европейскую норку // Охота и охотничье хозяйство. 2016. N 7. С. 16–18 [Tumanov I.L. Sokhranim evropejskuuyu norku // Okhota i okhotnich'e khozaystvo, 2016. N 7. S. 16–18].
- Biggins D.E., Godbey J.L., Hanebury L.R., Luce B., Marinari P. E., Matchett M.R., Vargas A. The effect of rearing methods on survival of reintroduced black-footed ferrets. *Journal of Wildlife Management*. 1998. Vol. 62. P. 643–653.
- Biggins D.E., Vargas A., Godbey J.L., Anderson S.H. Influence of prerelease experience on reintroduced black-footed ferrets (*Mustela nigripes*) // *Biological Conservation*. 1999. Vol. 89. P. 121–129.
- Kiseleva N.V. Experimental study of intersexual interactions in the American mink (*Neovison vison*) and intraguild predation // *International Journal of Current Research*. 2016. Vol. 8 (10). P. 40722–40725 (<http://www.journalcra.com>).
- Macdonald D.W., Sidorovich V.E., Maran T., Kruuk H. The Darwin Initiative. European mink, *Mustela lutreola*: Analyses for Conservation. Wildlife Conservation Research Unit, University of Oxford, 2002. 122 p.
- Maran T. Conservation biology of the European mink, *Mustela lutreola* (Linnaeus 1761): decline and causes of extinction. Tallinn, 2007. 38 p.
- Maran T., Põdra M., Põlma M., Macdonald D.W. The survival of captive-born animals in restoration programmes. Case study of the endangered European mink *Mustela lutreola* // *Biological Conservation*. 2009. Vol. 142. P. 1685–1692.
- Maran T., Skumatov D., Gomez A., Põdra M., Abramov A.V., Dinets V. *Mustela lutreola*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-1.RLTS.T14018A45199861>.
- Melero Y., Plaza M., Santulli G., Savedra D., Gosa Ibez J., Ruiz-Olmo J., Palazón S. Evaluating the effect of American mink, an alien invasive species, on the abundance of a native community: is coexistence possible? // *Biodiversity Conserv.* 2012. Vol. 21. P. 1795–1809.
- Miller B.J., Anderson S.H., DonCarlos M.W., Thorne E.T. Biology of the endangered blackfooted ferret and the role of captive propagation in its conservation. *Can. J. Zool.* 1988. Vol. 66. P. 765–773.
- Palason S., Ceña C.J., Mañas S., Ceña A., Ruiz-Olmo J. Current distribution and status of the European mink (*Mustela lutreola* L., 1761) in Spain // *Small Carnivore conservation. Newsletter and Journal of the IUCN/SSC Mustelid, Viverrid & Procyonid Specialist Group*. 2002. N 26. P. 9–11.
- Razzetti E., Scali S. Reintroduction schemes for captive-bred animals // *Biodiversity conservation and habitat management / E.O.L.S.S. the Encyclopaedia of life support service*. UNESCO – EOLSS Joint Committee. 2002. Vol. II. (www.eolss.com).
- Sidorovich V.E., Macdonald D.W. Density dynamics and changes in habitat use by the European mink and other

- native mustelids in connection with the American mink expansion in Belarus // Netherlands J. Zool. 2001. Vol. 51. P. 107–126.
- The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3. *Mustela lutreola* (European mink) // <http://www.iucnredlist.org>.
- Zabala J., Zuberogoitia I. Modelling the incidence of fragmentation at different scales in the European Mink *Mustela lutreola* population and the expansion of the American Mink *Mustela vison* in Biscay // Small Carnivore Conservation, 2007. Vol. 36. P. 14–17.
- Zabala J., Zuberogoitia I., Martínez-Climent J.A. Factors affecting occupancy by the European mink in south-western Europe // Mammalia. 2006. Vol. 70. 193–201.
- Zabala J., Zuberogoitia I., Garin I., Aihartza J. Landscape features in the habitat selection of European mink (*Mustela lutreola*) in south-western Europe // J. Zool. London. 2003. Vol. 260. P. 415–421.
- <http://lifelutreolaspain.com/en>
<http://sakhalinmedia.ru/news/494929/>
<http://www.redbookkz.info/species>
<http://red-book-nn.ru>
<http://ib.komisc.ru/add>
<http://www.iz-article.narod.ru>

Поступила в редакцию / Received 16.03.2016
Принята к публикации / Accepted 31.10.2016

STATUS OF THE EUROPEAN MINK IN RUSSIA AND ACTIONS ON CONSERVATION

N.V. Kiseleva¹

European mink (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1761) is the contender for inclusion to the new edition of the Russian Red Data Book. In XIX century mink inhabited the vast area from eastern border of Spain to Irtysh River. However, by the middle of XIX century this species had disappeared from the most part of its range. In the twentieth century, its range has continued to decline, and the population was reduced by 90%. Currently the European mink is the most endangered small carnivore in Europe and it was given the status CR (Critically Endangered – the species critically endangered). The current range of the European mink in Russia consists of the isolated fragmented areas and if urgently not to begin actions on conservation and restoration of this species, the European mink will disappear from Russia. Two ways for conservation of the species are offered: conservation of wild populations of the European mink and the establishment of new settlements in ranges of its former habitat, including animals born in captivity. Captive breeding may be a useful tool to support genetic diversity and abundance of the species in the wild.

Key words: European mink, distribution, Russian Red Data Book, actions for conservation.

¹ Kiseleva Nataliya Vladimirovna, Ilmen State Reserve, 456317, Miass, Chelyabinsk oblast, Russia (natakis17@gmail.com).

УДК 596.619+639.124

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕЛОЙ КУРОПАТКИ В ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ТУНДРАХ РОССИИ

О.Ю. Минеев¹, Ю.Н. Минеев²

В тундрах Ненецкого автономного округа и Республики Коми с 1973 по 2015 г. проводились исследования динамики численности и распределения белой куропатки. Крупно- и мелкоерниковая тундры, расположенные на возвышенностях, оптимальны для жизни белой куропатки. Здесь отмечены высокая плотность гнездования и наибольшая численность этого вида. Динамика численности белой куропатки, совершающей регулярные сезонные миграции, достаточно сложна и зависит от многих факторов. Наиболее значительными из них являются численность, плотность гнездования и реализация репродуктивного потенциала птиц. В динамике численности белой куропатки в восточноевропейских тундрах отсутствует точная регулярность цикличности. Многолетняя динамика имеет короткие (3–4 года) и длинные (6–11 лет) циклы высокой численности. Максимумы численности имеют место через 3–11 лет (в среднем через 6–7 лет), минимумы – через 2–11 лет (в среднем через 6 лет). Интервал времени между многолетним максимумом и многолетним минимумом в среднем составляет 12,7 лет. Похожие изменения численности (цикличность в 3–4 года и 10–11 лет) белой куропатки типична также для западносибирской и большинства норвежских популяций.

Ключевые слова: белая куропатка, экология, распределение, численность, восточноевропейские тундры России.

Важнейшая характеристика популяции любого вида животного – тип динамики численности, которую рассматривают с позиции внешних факторов, взаимоотношений видов и их популяций внутри биоценозов (Лэк, 1957; Шилов, 1977; Максимов, 1984; Andrewartha, Birch, 1954; Hörnell-Willebrand, 2005 и др.). У белой куропатки, совершающей регулярные сезонные перекочевки, численность каждой конкретной популяции восточноевропейских тундр зависит от ряда факторов, роль которых неравнозначна. В результате общая схема взаимодействия факторов, обуславливающих динамику численности птиц, получается очень сложной. В упрощенной форме ее изменения могут рассматриваться как результат отношения рождаемости и смертности (Северцов, 1941; Паевский, 1985; и др.).

Первые упоминания в научной литературе о белой куропатке в тундрах Европейского северо-востока России связаны с ее промыслом на р. Уса (Латкин, 1853). Сведения о распространении, фенологии и некоторых чертах биологии вида при-

ведены в немногих фаунистических работах (Гофман, 1856; Дмоховский, 1933; Дементьев, 1935; Спангенберг, Леонович, 1960; Гладков, 1962; Успенский, 1965; Seebhom, 1880, 1901). Исследования по экологии (распределение по биотопам, размножение, питание, численность) белой куропатки в Малоземельской тундре предприняты А.В. Михеевым (1948) в марте–августе 1937–1938 гг. в низовьях р. Вельт. В 1939–1941 и 1953–1957 гг. в Большеземельской тундре (Вашуткины озера, побережье Болванской губы, р. Черная) и на северо-востоке Югорского полуострова (хребет Пай-Хой) размножение и численность куропатки исследовал В.Д. Скробов (1968, 1975). В 1964–1975 гг. в бассейне р. Большая Роговая (Большеземельская тундра) экологию птиц изучал Р.Н. Воронин (1978). Сезонное распределение белой куропатки в Малоземельской и Большеземельской тундрах, на Югорском полуострове было изучено в 1976–1981 гг. А.А. Естафьевым и Ю.Н. Минеевым (1984).

¹ Минеев Олег Юрьевич – науч. сотр. лаборатории экологии наземных позвоночных, Федеральное государственное бюджетное учреждение Институт биологии Коми Научного центра Уральского отделения РАН, канд. биол. наук (mineev@ib.komisc.ru); ² Минеев Юрий Николаевич – глав. науч. сотр. лаборатории экологии наземных позвоночных, Федеральное государственное бюджетное учреждение Институт биологии Коми Научного центра Уральского отделения РАН, докт. биол. наук (mineev@ib.komisc.ru).

Район исследований

Исследования проводили (1973–2015 гг.) в Канинской, Тиманской, Малоземельской и Большеземельской тундрах и на Югорском полуострове Ненецкого автономного округа Архангельской обл., а также в Республике Коми. Исследованная территория расположена между северным Тиманским кряжем и Уралом (рис. 1, 2). Она представляет собой волнистую равнину, рельеф которой сложен многочисленными возвышенностями и грядами. Выровненные низинные пространства между возвышенностями сильно заболочены, много озер и водотоков. В исследованном регионе с севера на юг происходит смена северных тундр на южные, а также предтундровые редколесья в сочетании с южными тундрами.

Методы исследований

Для изучения распределения белой куропатки по территории, специфики использования гнездовых местообитаний, а также численности птиц проведены учеты на площади свыше 200 тыс. км². Исследования проводили методом стационарных, пешеходных (6800 км), лодочных (7400 км) и авиавизуальных (свыше 43 000 км) маршрутов. Сведения о размещении и местах скопления белой куропатки в июне–сентябре 1973–1977, 1979, 1983, 1985, 1989, 1994–1996 гг. получены методом авиаучетов (Исаков, 1963; Кишинский, 1973) на постоянных трансектах с самолета и вертолета. Расчет плотности населения птиц проводили на основе учетов территориальных самцов, плотность гнездования птиц рассчитана по данным пробных участков и линейных маршрутов.

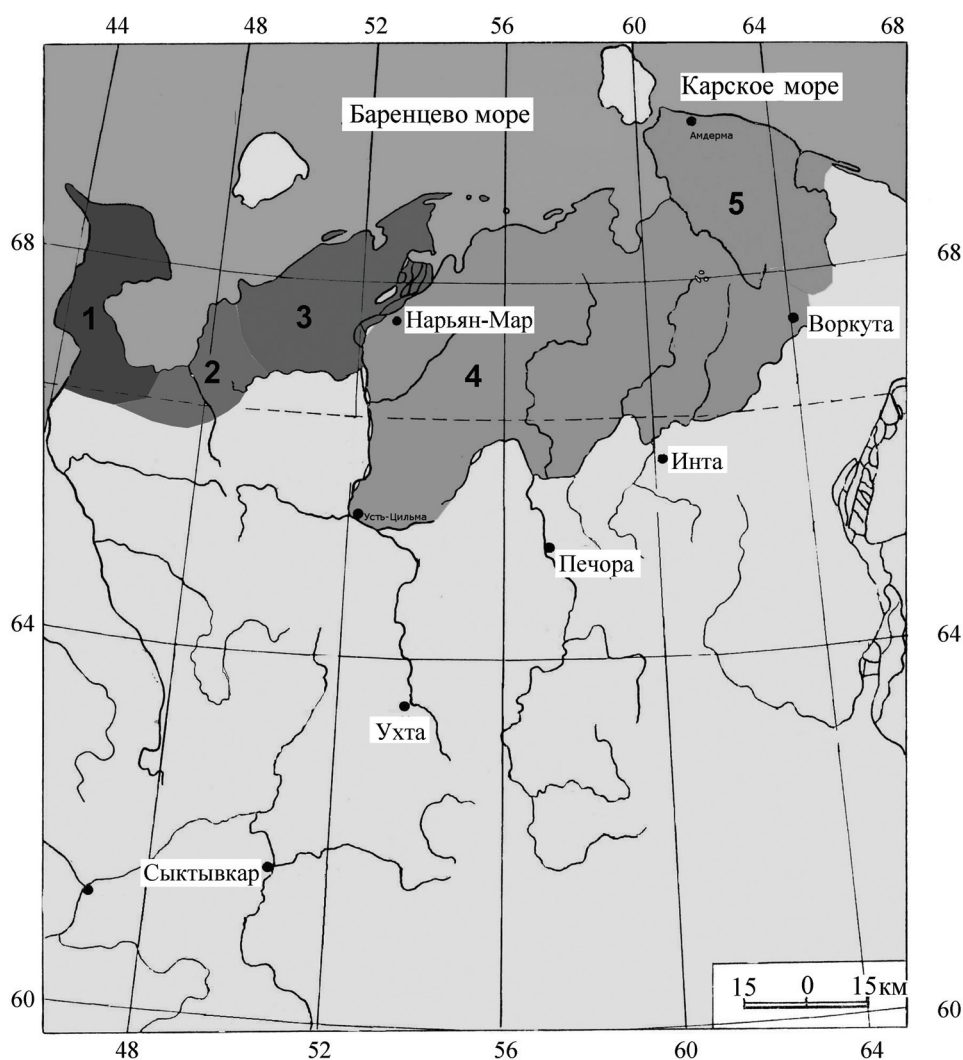


Рис. 1. Исследованные районы восточноевропейских тундр России: 1 – Канинский полуостров (обследован на авиамаршрутах); 2 – Тиманская тундра (обследована на авиа- и пешеходных маршрутах); 3 – Малоземельская тундра (обследована на авиа-, пешеходных и лодочных маршрутах); 4 – Большеземельская тундра (обследована на авиа-, пешеходных и лодочных маршрутах); 5 – Югорский полуостров (обследован на авиа-, пешеходных и лодочных маршрутах)

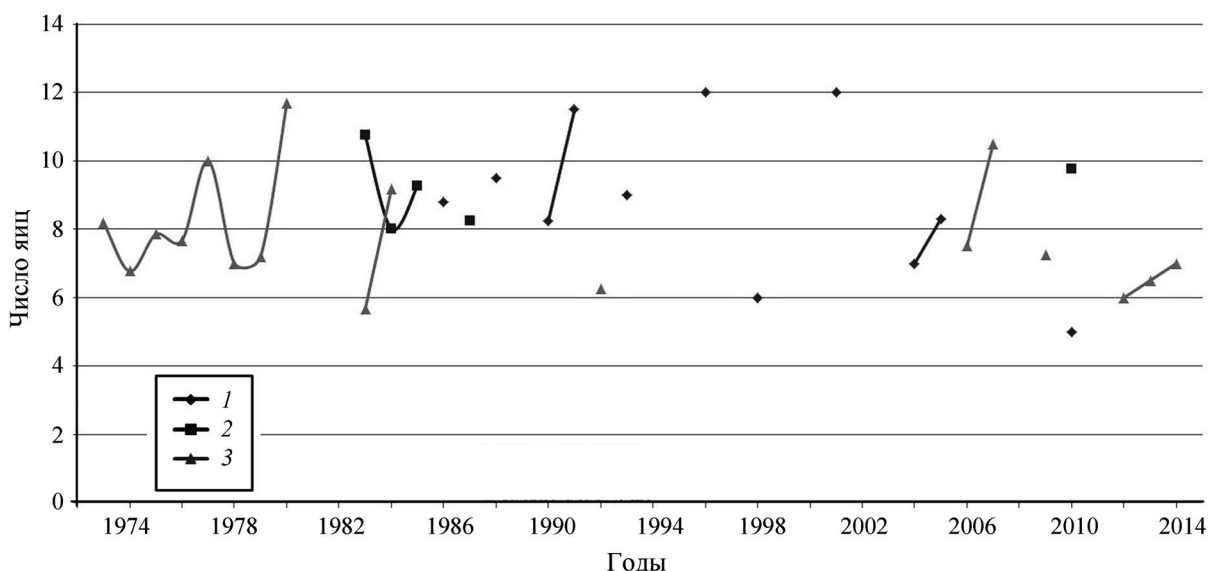


Рис. 2. Колебания среднего числа яиц в кладках белой куропатки в восточноевропейских тундрах России: 1 — Малоземельская тундра, 2 — Югорский полуостров, 3 — Большеземельская тундра

/

Результаты

Распространение. Белая куропатка населяет материковую тундровую зону, местами проникая в тайгу Крайнего Севера. Выявлено, что оптимальными местообитаниями белой куропатки служат участки крупно- и мелкоерниковых тундр, приуроченные к положительным орографическим структурам (моренные гряды и поднятия с абсолютными высотами до 220 м над ур. моря). В гнездовой период на участках с пересеченным рельефом плотность населения птиц выше, чем на равнинах, где уголья более заболочены. На участках пониженного рельефа (низменности) плотность населения птиц заметно снижается.

В широтном аспекте белая куропатка с наибольшей плотностью населяет подзону южной тундры. Подзона северной тундры менее соответствует условиям обитания птиц, поэтому их численность там в семь раз меньше, чем в подзоне южной тундры.

Структура популяции. Одной из важных характеристик популяции считается ее возрастной состав. Сведения о соотношении возрастных групп в популяции белой куропатки и о фенотипической популяционной структуре в восточноевропейских тундрах немногочисленны. В Большеземельской тундре выделены четыре возрастные группы птиц: 1) в возрасте одного года (15,8%), 2) двухлетние (52,6%), 3) трехлетние (26,3%), 4) четырехлетние и старше (5,3%). Доля первогодков в популяции белой куропатки в сезон размножения по годам меняется от 0 до 37,3% (Воронин, 1978). В зимне-весенний период в популяции белой ку-

ропатки Большеземельской тундры численно преобладают самцы (40,3–67,1%, в среднем 54,4%). Установлено, что при увеличении плотности населения наблюдается тенденция к преобладанию в ней самцов, а при уменьшении этого показателя число самцов падает. Популяция белой куропатки Большеземельской тундры полиморфна, в ней выявлены две фенотипические группы, соотношение которых меняется по годам. Установлено, что разные фенотипические группы начинают гнездиться в разные сроки, причем они отличаются друг от друга и по выбору гнездовых биотопов (Воронин, 1978).

Размножение. В местах размножения первыми появляются самцы, большинство их держатся стаями, хотя даже в это время есть самцы, маркирующие характерными полетами и токовыми песнями занятую ими территорию. Самцы активно занимают появившиеся из-под снега участки тундры. В этот период и позднее (даже при наличии гнезд с яйцами) среди самцов нередки своеобразные стычки за обладание территорией. Они выражаются в конфликтах, напоминающих петушьи бои, в которых участвуют по 2–3 самца. Перед началом размножения отмечены также брачные игры, напоминающие тетеревиный ток. В них участвуют по 4–5 самцов, которые токут на земле, гоняются друг за другом, дерутся и совершают воздушные погони, при этом рядом находятся несколько самок. Конфликтные ситуации самцов чаще имели место 6–28 июня в Большеземельской тундре и 9–22 июня на Югорском полуострове.

Размеры гнездовых участков зависят от качества биотопов и участвующих в размножении птиц. На п-ове Русский Заворот гнездовая плотность белой куропатки по годам варьировала от 0,07 до 0,40, в среднем она составляла 0,2 пары на 1 км² ($n = 9$ лет). На островах Коровинской губы и в районе Колоколковой губы куропатки гнездились с плотностью соответственно 0,2 и 0,3 пары на 1 км², в бассейнах рек Индига, Вельт, Нерута и в междуречье рек Сулла и Сойма их плотность составляла соответственно 0,18; 1,3; 0,15 и 6,8 пары на 1 км².

В Большеземельской тундре (район с. Юшино) в 1953 и 1968 гг. плотность гнездования куропатки составляла 1,36 и 5,2 пары на 1 км² (Скробов, 1975). В других районах Большеземельской тундры гнездовая плотность белой куропатки варьировала от 1,9 до 26,3 пар на 1 км² (Фауна..., 1995; наши данные). В некоторых местообитаниях (р. Черная) куропатки гнездились на расстоянии 300–500 м друг от друга.

Многолетний показатель плотности гнездования белой куропатки в Малоземельской тундре варьировал от 0,07 до 3,40 (в среднем 0,93), в Большеземельской тундре – от 0,52 до 25,1 (в среднем 10,3) и на Югорском полуострове – от 0,42 до 2,55 (в среднем 0,98) пары на 1 км².

Величина кладки белой куропатки изменяется по годам. По сведениям А.В. Михеева (1948), в низовьях р. Вельт кладки белой куропатки содержали по 8–15, в среднем ($n = 14$) 11,2 яйца; на побережье Коровинской губы – 5–11, в среднем ($n =$

5) 8,6 яйца (Бианки, Краснов, 1987). Б.Т. Семенов (1939) сообщает, что оленеводы находили гнезда, содержащие 16–18, 24 и даже 29 яиц. Оленеводы нам также сообщали о гнездах белой куропатки, где находились 24 яйца. За исследованный период в Малоземельской тундре в гнездах куропаток мы зарегистрировали 3–14, в среднем ($n = 45$) 9,4 яйца (Минеев, Минеев, 2009). Средний размер кладки куропатки в Малоземельской тундре по годам варьировал от 5,6 до 11,2 яйца.

В Большеземельской тундре размер кладки колебался в пределах 3–13, в среднем ($n = 192$) был равен 7,9, на Югорском полуострове – 8–12, в среднем 9,6 яйца (Фауна..., 1995). По нашим данным, в Большеземельской тундре кладки куропаток содержали 1–12, в среднем ($n = 170$) 8,1 яйца, на Югорском полуострове – 2–13, в среднем ($n = 37$) 9,1 яйца. По годам средняя величина кладки куропатки в Большеземельской тундре варьировала от 5,7 до 11,7, на Югорском полуострове – от 5,3 до 9,6 яйца. Колебания числа яиц в кладках белой куропатки по годам представлены на рис. 3.

Появление птенцов белой куропатки в Малоземельской тундре и дельте Печоры отмечено 28 июня – 19 июля. Выводки в конце июля содержали 1–14, в среднем ($n = 70$) 6,7 птенца (Минеев, Минеев, 2009). Колебания среднего числа птенцов в выводках белой куропатки показаны на рис. 4. По нашим наблюдениям первые выводки куропатки в Большеземельской тундре зарегистрированы 22 июня – 19 июля, в среднем 6 июля, на Югорском

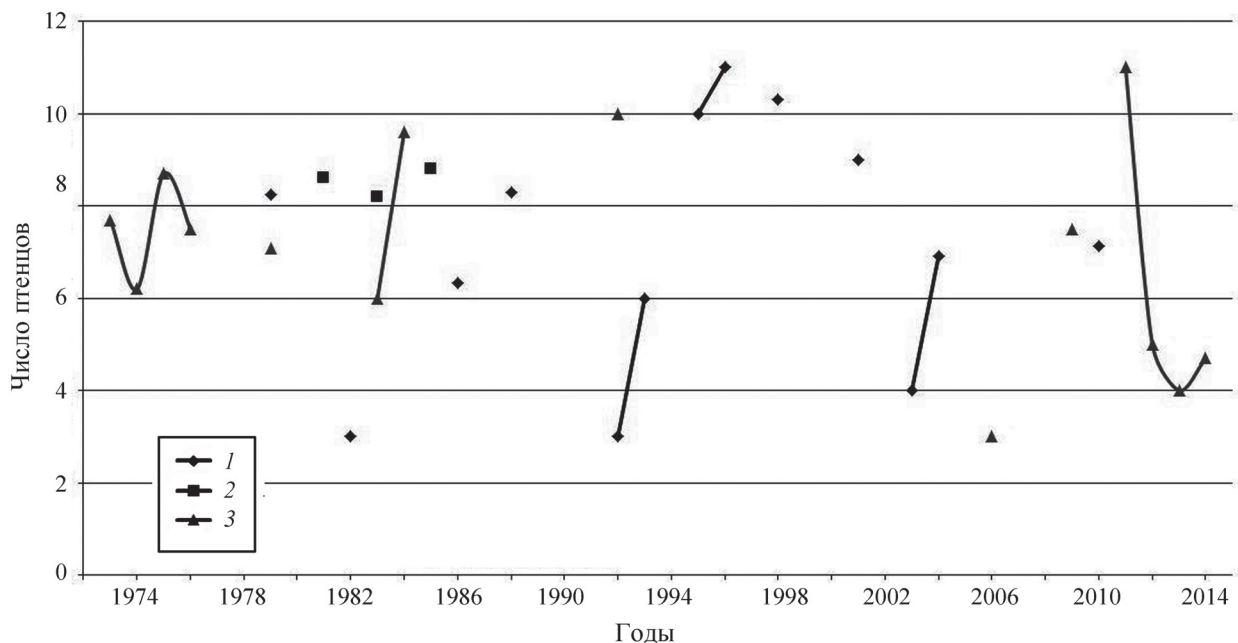


Рис. 3. Колебания среднего числа птенцов в выводках белой куропатки в восточноевропейских тундрах России: 1 – Малоземельская тундра, 2 – Югорский полуостров, 3 – Большеземельская тундра

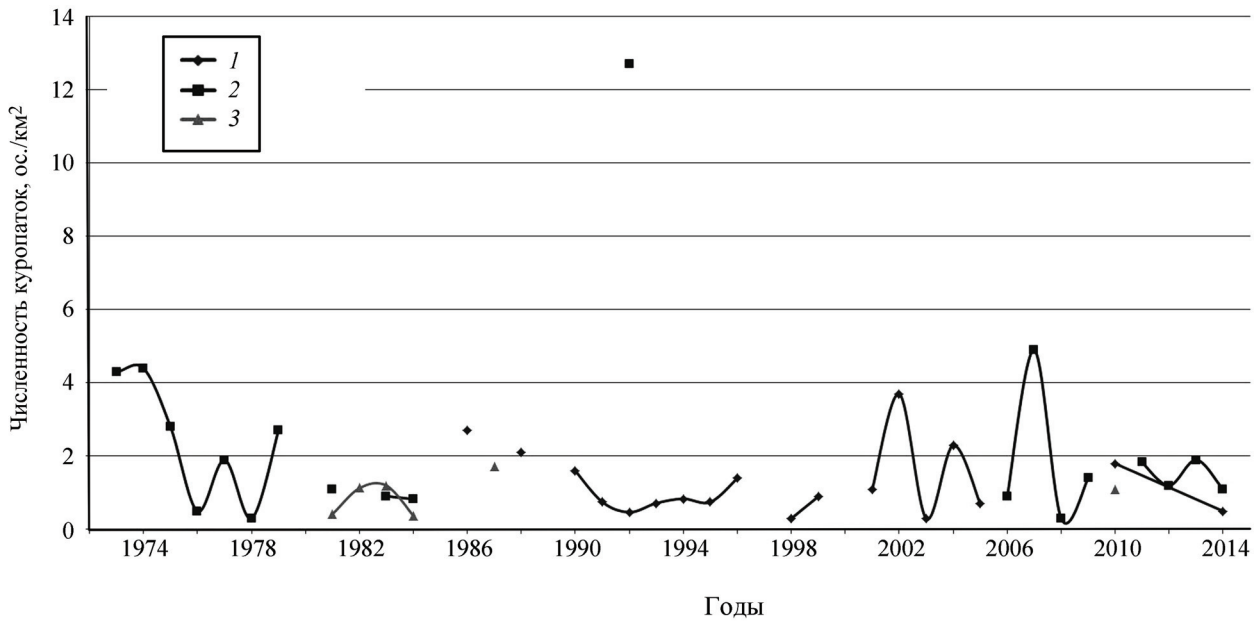


Рис. 4. Колебания численности белой куропатки в восточноевропейских тундрах России: 1 – Малоземельская тундра, 2 – Большеземельская тундра, 3 – Югорский полуостров

полуострове – 12–17, в среднем ($n = 5$) 15 июля. Из яиц вылупляются от 100 до 65,5% птенцов, гибель яиц и птиц в отдельные годы составляет свыше 71% (Воронин, 1987; Фауна..., 1995).

Численность в восточноевропейских тундрах по годам варьирует в больших пределах (рис. 5). В Тиманской тундре, в бассейне р. Большая Светлая численность белой куропатки летом 2014 г. составляла 0,5 ос./км². Плотность территориальных самцов белой куропатки в летний период на п-ве Русский Заворот (Малоземельская тундра) колебалась от 0,4 до 2,7, в среднем ($n = 8$) составила 1,76, в бассейне р. Вельг – от 0,1 до 6,3, в среднем ($n = 2$) 2,6 ос./км². В бассейнах рек Индига, Нерута и Черная плотность населения в среднем составила 0,3; 1,1 и 2,5 ос./км² соответственно, в районе Колоколковой губы ($n = 2$) – 0,31 ос./км², на островах Коровинской губы (Ловецкий, Кашин) – 0,7 ос./км². В лесотундровой зоне (междуречье Сула–Сойма) численность птиц варьировала в пределах 2,7–10,0, в среднем ($n = 3$) составляла 6,3 ос./км².

Для популяции белой куропатки Большеземельской тундры характерна высокая изменчивость плотности населения по годам. В мае 1940 г. численность этого вида на побережье Баренцева моря от мыса Болванский Нос до мыса Горелка варьировала от 4 до 25,7 ос./км², на возвышенности Яней – от 2,9 до 22,1 ос./км², а в бассейне р. Черная этот показатель составил 0,96 ос./км² (Скробов, 1975).

Результаты наземных учетов (1973–2015 гг.) в сезон гнездования в Большеземельской тундре

также выявили неравномерность распределения куропатки. В крупноерниковой кустарниковой тундре плотность населения самцов варьировала в больших пределах. Она колебалась в бассейнах рек Большая Роговая ($n = 7$ лет), Море-Ю ($n = 4$) и Черная ($n = 2$) в пределах от 1,1 до 7,9, от 0,73 до 5,5 и от 0,9 до 2,7 соответственно. Плотность населения птиц в бассейне верхнего течения р. Шапкина составляла 12,7 ос./км², рек Харьга и Сейда – 0,4 и 1,8, в районе Вашуткиных озер – 4,9 и Падимейских озер – 1,6 ос./км². В пойме рек Урерьяха и Черная (мелкоерниковая кустарниковая тундра) численность самцов варьировала от 0,3 до 9,9, в пойме р. Коротайха – от 0,3 до 1,1 особей на 10 км. В приморских местообитаниях побережья Хайпудырской губы ($n = 2$) численность птиц изменялась от 0,5 до 1,9 ос./км² (Минеев, Минеев, 2012).

В горных местообитаниях Пай-Хоя (Югорский полуостров) плотность населения самцов куропатки в бассейне среднего течения р. Большая Ою ($n = 2$) варьировала от 0,42 до 0,85, в междуречье Васьяха – Янгарея составляла в среднем 1,1 ос./км². В приморских местообитаниях Карской губы ($n = 2$) численность самцов колебалась от 1,2 до 1,4, а на побережье Баренцева моря в междуречье Лымбадаяха – Сиртияха ($n = 2$) – от 0,9 до 1,1 ос./км². Распределение районов с высокой численностью самцов куропатки в период размножения показано на рис. 6.

Авиаучеты, проведенные весной 1976–1981 гг. в кустарниковой и приморской территориях тундры, выявили неравномерность распределения

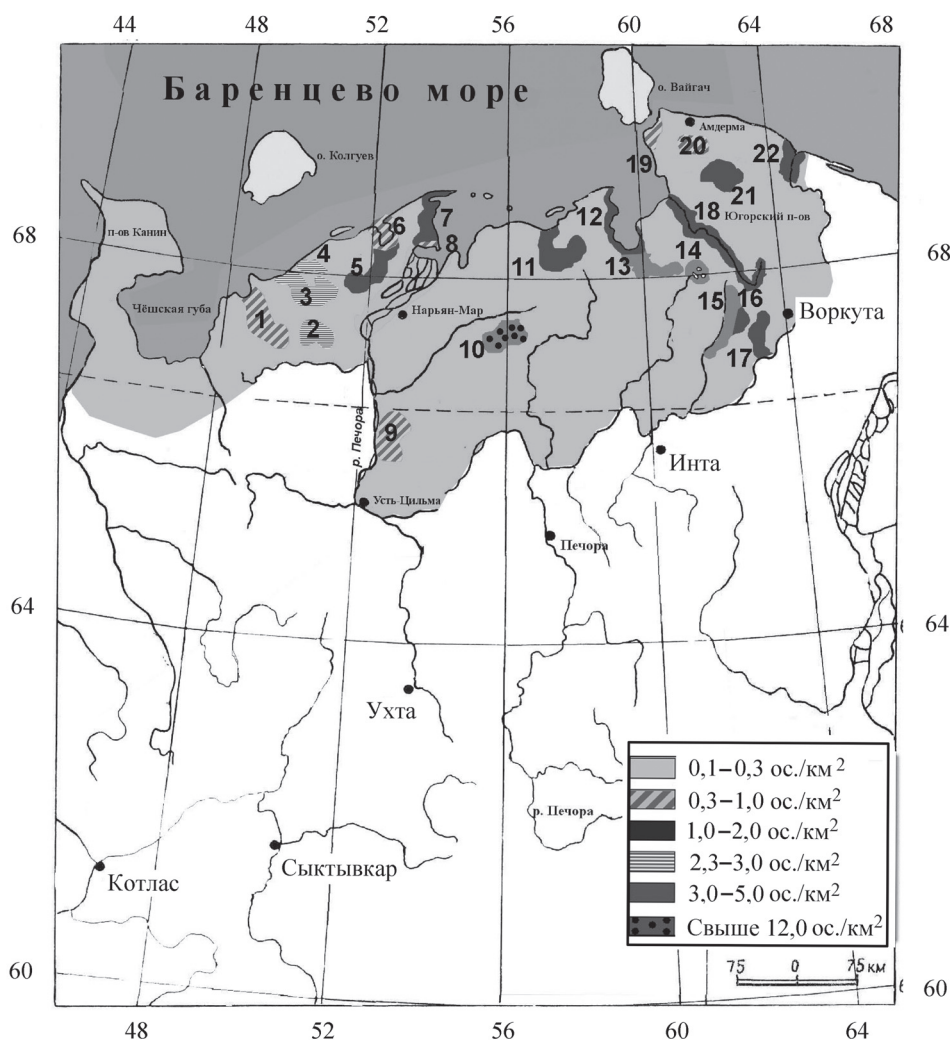


Рис. 5. Численность белой куропатки в различных частях восточноевропейских тундр России в летний период по данным пешеходных и авиамаршрутов: 1 – бассейн р. Индига; 2 – междуречье Сойма – Сула; 3 – бассейн р. Вельт; 4 – бассейн р. Черная; 5 – бассейн р. Нерута; 6 – район Колоколкиной губы; 7 – полуостров Русский Заворот; 8 – район Коровинской губы; 9 – болото Океан, верхнее течение р. Шапкина; 10 – бассейн р. Черная; 11 – район Хайпудырской губы; 12 – бассейн р. Море-Ю; 13 – система Вашуткиных озер; 14 – бассейн р. Большая Роговая; 15 – система Падимейских озер; 16 – бассейн р. Сейда; 17 – бассейн р. Коротайха; 18 – междуречье Лымбадаяха – Сиртияха; 19 – гряда Пай-Хой (бассейн р. Большая Ою); 20 – гряда Пай-Хой (междуречье Васьяха – Янгарей); 21 – район Карской губы

белой куропатки как в широтном, так и в долготном направлениях. Плотность населения самцов белой куропатки в промышленно освоенном районе тундры (окрестности г. Воркута) не превышала 0,01 ос./км². В районе Вашуткиных и Падимейских озер имеют большое распространение холмистые тундры со значительными площадями ерниковых и ивняковых ассоциаций. Это создает хорошие условия для успешного размножения куропатки. Численность птиц в этом районе варьировала от 0,12–0,5 до 3,5–5,7 ос./км². В центре Большеземельской тундры (бассейн р. Колва) площадь ивняковых зарослей уменьшается, сокращается также и плотность населения птиц (0,07–3,0 ос./км²). В приморских местообитаниях Баренцева моря ерники и ивняки приурочены в

основном к берегам рек и озер, а их площадь незначительна. В этих местообитаниях численность самцов белой куропатки варьировала от 0,01 до 1,4 ос./км².

Не участвующие в размножении самцы с конца июня – начала июля перемещаются в приозерные ивняки и долины рек. Их скопления (по 3–70 особей) в Большеземельской тундре зарегистрированы 12 июня – 6 июля (в среднем ($n = 5$) 23 июня), последний раз – 25 июня – 27 июля. На Югорском полуострове объединение самцов в стаи (5–17 особей) происходило 29 июня – 20 июля, в среднем ($n = 5$) с 8 июля.

Во время послегнездовых кочевков происходит объединение белых куропаток в крупные стаи. В Малоземельской и Большеземельской

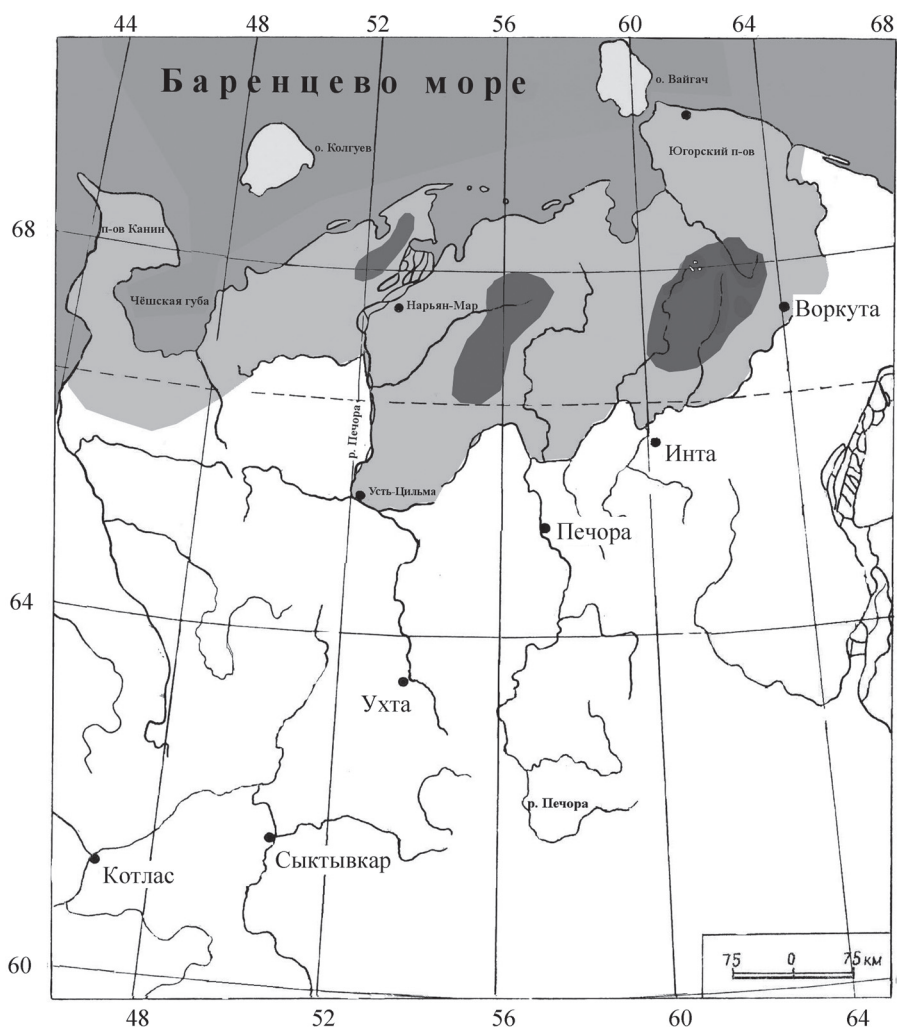


Рис. 6. Осенние концентрации белой куропатки по данным авиаучетов

тундрах в начале августа – середине сентября выводки и перелинявшие взрослые птицы объединяются в небольшие стаи (по 15–20 особей), в начале октября в основном встречаются крупные стаи (по 30–300 особей). На Югорском полуострове появление крупных стай белой куропатки отмечено в первой декаде октября; на побережье Баренцева моря – во второй половине ноября (Естафьев, Минеев, 1984). Основная масса птиц в это время концентрируется не в поймах рек, а в ивняковых кустарниках по склонам холмов, около водоемов и в мохово-кустарниковых тундрах водоразделов. Это обусловлено возрастанием роли ивы и карликовой березки, а также ягод в питании птиц.

В сентябре 1939 г. плотность населения белой куропатки на побережье Баренцева моря варьировала от 18,1 до 98,5, в мелкоерничковой кустарниковой тундре – от 42,2 до 125,9 и в крупноерничковой кустарниковой тундре – от 200 до 210 ос./км². На гряде Чернышева (озера Вашуткины, Ватъярто и др.) численность птиц

варьировала от 13,0 до 21,5 ос./км² (Скробов, 1975). Численность куропаток в разных местобитаниях Югорского полуострова в сентябре 1939 г. колебалась от 65,0 до 146,7 ос./км², птицы отсутствовали на Пай-Хое (Скробов, 1975). На Югорском полуострове нераспавшиеся выводки мы встречали до третьей декады сентября, стаи (20–30 особей), откочевывающие к югу, отмечены в начале октября.

Осенью высокую концентрацию птиц в Большеземельской тундре отмечали в северной части гряды Чернышева (верховья рек Коротайха, Большая Роговая, Адзъва, район Вашуткиных и Падимейских озер) (рис. 7). Значительные скопления (в среднем 12,1 ос./км²) белых куропаток обычны в западной части Большеземельской тундры на возвышенности Лыммусяр, в центральной части гряды Чернышева. В то же время Приморская, Припечорская, Колвинская и другие низменности были заселены птицами очень слабо (Естафьев, Минеев, 1984). В Малоземельской тундре высокая (5–12 ос./км²) плотность населения куропатки

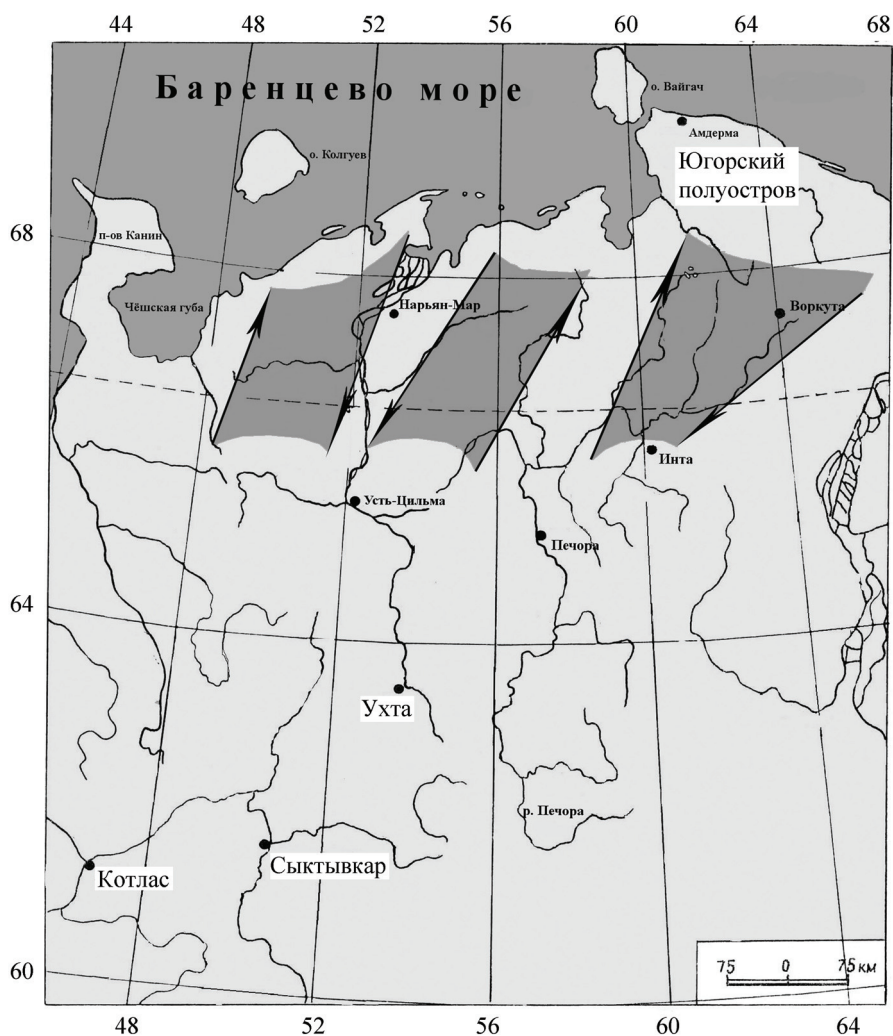


Рис. 7. Зимне-весенние пути миграции белой куропатки на европейском северо-востоке России (Скробов, 1975)

выявлена на мореных грядах и Ненецкой возвышенности. Значительные площади тундровых низменностей восточноевропейских тундр были населены слабо (0,2–9,5 ос./км²).

Миграции. В малоснежные зимы, при отсутствии оттепелей, когда кустарники в течение всей зимы доступны куропатке, она почти не мигрирует и всю зиму держится в тундре, обитая в поймах рек и островных лесах. В снежные зимы, с оттепелями и следующими за ними заморозками, когда кустарники засыпает снег или они обледеневают, птицы переключаются в долины рек с произрастанием древовидных ивняков и березы извилистой (Семенов, 1939; Михеев, 1948; Скробов, 1968). В такие зимы основная масса куропаток перелетает в лесотундру и даже северную тайгу. Для зимней миграции характерно быстрое перемещение куропатки (стаи 50–600 особей) почти без задержек на значительные расстояния. Однако даже при многоснежье небольшая часть птиц остается зимой в тундре в местах произрастания кустар-

ников (Естафьев, Минеев, 1984). В массовых перемещениях куропаток прослеживается определенная цикличность с периодичностью от 3–4 до 8–11 лет. Наличие массовых налетов куропатки в крайнюю северную тайгу не чаще 8–10 лет отмечено и в Приенисейской тайге (Сыроечковский, Рогачева, 1968).

Куропатки, гнездящиеся в Малоземельской тундре, в зимний период откочевывают на юг по долинам рек Печора и Сула (Скробов, 1975). С о. Колгуев птицы перемещаются в основном в устья рек Индига и Вельт и далее в глубь Малоземельской тундры – в бассейны рек Сула и Печора (Михеев, 1948). На побережье Сенгейского пролива откочевка куропаток с о. Колгуев происходит в октябре–декабре, в некоторые годы миграция завершается в начале января.

Птицы, в гнездовой период обитающие в западной части Большеземельской тундры, зимой мигрируют по долинам рек Печора, Куя, Шапкина, Колва и Адзья. Куропатки из восточной части

Большеземельской тундры и Югорского полуострова при глубоком снеге мигрируют в основном в бассейны рек Большая Роговая, Сейда, Воркута и Уса (рис. 8) (Скробов, 1975).

Возвращение птиц в места гнездования происходит теми же путями что и зимой. Птицы перемещаются постепенно, по мере таяния снега и обнажения из-под него кустарников. Начало весенней миграции куропатки приходится на третью декаду марта – вторую половину апреля, массовая миграция птиц происходит в начале мая. Куропатки появляются стайками по 3–6 и 15–250 особей, а средний размер стаи не превышает 50 особей.

Обсуждение

Динамика численности белой куропатки характеризуется наличием цикличности, которая не имеет строгой закономерности. В многолетней динамике выявлены короткие (3–4-летние) и длинные (6–11-летние) циклы высокой численности. Максимумы подъема численности варьируют от 3 до 11 лет, в среднем они происходят через 6–7 лет, минимумы варьируют от 2 до 11 лет (в среднем 6 лет). Временной отрезок между многолетним максимумом и многолетним минимумом составляет в среднем 12,7 лет. Сходный характер динамики численности (3–4- и 10–11-летняя цикличность) белой куропатки выявлены и в других частях ареала (Бахмутов, 1971; Назаров, 1983; Myrberget, 1974, 1984; Bergerud, 1970, 1971; Hörnell-Willebrand, 2005 и др.).

Основные факторы динамики численности зависят от общей численности птиц перед размножением, возрастного состава и физиологического состояния самок. При этом в одной и той же популяции генетический состав самок меняется из года в год. Эффективность размножения белой куропатки находится в зависимости от широкого спектра факторов, под воздействием которых ее численность изменяется в очень широких пределах. Уровень смертности куропатки в период между сезонами размножения лишь в малой степени зависит от плотности их популяций в это время. Анализ популяционной динамики куропатки с позиций избыточного числа птиц показывает, что годовые колебания численности куропатки зависят в первую очередь от успешности их размножения (Bergerud et al., 1985).

Холодные и затяжные вёсны отрицательно сказываются на интенсивности размножения куропаток или приводят к такому явлению, как негнездование птиц. В такие годы велика гибель кладок от хищников (преимущественно в начальный период насиживания) и по причине оставления их самка-

ми. Неблагоприятная погода в период после вылупления губительно влияет на птенцов, особенно велика гибель птенцов в условиях холодной и сырой погоды.

Существует определенная корреляция между численностью мелких грызунов, хищников и успешностью размножения куропаток, хотя эта зависимость не всегда четко выражена. В восточноевропейских тундрах хищничество не является основным фактором, лимитирующим успех размножения белой куропатки и вызывающим циклические колебания ее численности. Однако исследований для окончательного выяснения этого вопроса почти не проводили.

Сезонные перекочевки куропаток связаны главным образом с кормовыми условиями, переходом на питание почками и сережками ивы и березы. Наличие и доступность основных зимних кормов в местах обитания в зависимости от характера погоды – важное условие выживаемости взрослых птиц. Следует отметить, что в Северной Норвегии показатель зимней смертности молодых и взрослых птиц не обнаружил циклических колебаний (Myrberget, 1984). В восточноевропейских тундрах характер трофических взаимоотношений куропатки в зимний период складывается таким образом, что связь их с регуляцией численности представляется не до конца выясненной.

Изменения численности, в том числе и циклические, определяются действием не одного-двух, а целого комплекса факторов (Marcström, Höglund, 1980). Циклическая изменчивость численности и демографических параметров куропатки, а также отсутствие прямой связи этой изменчивости с перечисленными неблагоприятными факторами может свидетельствовать о существовании у птиц ритмичности процессов. Проявление одних факторов обусловлено внутривидовыми причинами (они возникают и существуют самостоятельно), другие представляют собой результат интеграции целого ряда факторов. Динамика популяционных параметров белой куропатки в Большеземельской тундре мало отличается от таковой в других частях ареала. Это дает основание предполагать, что отмеченные циклы динамики численности являются результатом достаточно длительной сопряженной эволюции между птицами и периодическими процессами, происходящими в северных биоценозах.

С конца 90-х годов XX в. численность белой куропатки в восточноевропейских тундрах снижается, циклический (3–4-летний) характер динамики численности нарушился. Воздействие человека на популяции куропаток в восточноев-

ропейских тундрах носит локальный характер и не может быть причиной депрессии вида. Как показано в работе шведских ученых (Hörnell-Willebrand, 2005), правильно организованная си-

стематическая охота на белую куропатку (даже при изъятии из популяции 50% особей) не приводит к катастрофическому многолетнему снижению численности популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Бахмутов В.А.* К изучению динамики численности белой куропатки в Большеземельской тундре, на Ямале и Таймыре // *Экология*, 1971. № 3. С. 100–101 [*Bakhtmutov V.A.* K izucheniyu dinamiki chislennosti beloj kuropatki v Bol'shezemel'skoj tundre, na Yamale i Tajmyre // *Ekologiya*, 1971. № 3. S. 100–101].
- Бианки В.В., Краснов Ю.В.* Материалы к познанию птиц района дельты Печоры (Неворобьиные) // *Орнитология*. 1987. Вып. 22. С. 148–155 [*Bianki V.V., Krasnov Y.V.* Materialy k poznaniyu ptiz rajona delty Pechory (Nevorob'inye) // *Ornitologiya*. 1987. Vyp. 22. S. 148–155].
- Воронин Р.Н.* Белая куропатка Большеземельской тундры. Л., 1978. 168 с. [*Voronin R.N.* Belaya kuropatka Bol'shezemel'skoj tundry. L., 1978. 168 s.].
- Гладков Н.А.* Материалы по птицам окрестностей Воркуты (восток Большеземельской тундры) // *Орнитология*. 1962. № 4. С. 15–28 [*Gladkov N.A.* Materialy po ptitsam okrestnostej Vorkuty (vostok Bol'shezemel'skoj tundry) // *Ornitologiya*. 1962. № 4. S. 15–28].
- Гофман Э.* Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. Т. II. СПб., 1856. 376 с. [*Gofman E.* Severnyj Ural i beregovoj khrebet Paj-Khoj. T. II. Spb., 1856. 376 s.].
- Дементьев Г.П.* Птицы полуострова Канин // *Сб. тр. гос. зоол. музея МГУ*. Вып. II. 1935. С. 23–55 [*Dement'ev G.P.* Ptitsy poluostrova Kanin // *Sb. tr. gos. zool. muzeya MGU*. Vyp. II. 1935. S. 23–55].
- Дмоховский А.В.* Птицы Средней и Нижней Печоры // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1933. Т. 42. Вып. 2. С. 214–242 [*Dmokhovskij A.V.* Ptitsy Srednej i Nizhnej Pechory // *Byul. MOIP. Otd. biol.* 1933. T. 42. Vyp. 2. S. 214–242].
- Естафьев А.А., Минеев Ю.Н.* Сезонное распределение белой куропатки в тундре Европейского северо-востока СССР // *Животные – компоненты экосистем Европейского Севера и Урала*. Сыктывкар, 1984. С. 73–80 [*Estaf'ev A.A., Mineev Y.N.* Sezonnnoe raspredelenie beloj kuropatki v tundre Evropejskogo severo-vostoka SSSR // *Zhivotnie – komponenty ecosystem Evropejskogo Severa i Urala*. Syktyvkar, 1984. S. 73–80].
- Исаков Ю.А.* Учет и прогнозирование численности водоплавающих птиц // *Организация и методы учета птиц и вредных грызунов*. М., 1963. С. 36–82 [*Isakov Y.A.* Uchet i prognozirovanie chislennosti vodoplavayushchikh ptits // *Organizatsiya i metody ucheta ptits i vrednykh gryzunov*. М., 1963. S. 36–82].
- Кищинский А.А.* Учеты птиц с самолета // *Тр. Окского гос. заповедника*. 1973. Вып. 9. С. 197–235 [*Kishchinskij A.A.* Uchety ptits s samoleta // *Tr. Okskogo gos. zapovednika*. 1973. Vyp. 9. S. 197–235].
- Латкин В.Н.* Дневник Василия Николаевича Латкина во время путешествия на Печору в 1840–1843 годах. Зап. Импер. геогр. об-ва. Кн. 7. СПб., 1853. Ч. I. 154 с; ч. II. 143 с. [*Latkin V.N.* Dnevnik Vasiliya Nikolaevicha Latkina vo vremya puteshestviya na Pechoru v 1840–1843 godakh. Zap. Imper. geogr. ob-va. Kn. 7. Spb., 1853. Ch. I. 154 s.; ch. II, 143 s.].
- Лэк Д.* Численность животных и ее регуляция в природе. М., 1957. 404 с. (*Lack D.* The natural regulation of animal numbers, Oxford, 1954) [*Lek D.* Chislennost' zhivotnykh i ee reguljatsiya v prirode. М., 1957. 404 s.].
- Максимов А.А.* Многолетние колебания численности животных и их причины и прогноз. Новосибирск, 1984. 250 с. [*Maksimov A.A.* Mnogoletnie kolebaniya chislennosti zhivotnykh i ikh prichiny i prognoz. Novosibirsk, 1984. 250 s.].
- Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю.* Птицы Малоземельской тундры и дельты Печоры. СПб., 2009. 263 с. [*Mineev Yu.N., Mineev O.Yu.* Ptitsy Malozemel'skoj tundry i del'ty Pechory. SPb., 2009. 263 s.].
- Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю.* Птицы Большеземельской тундры и Югорского полуострова. СПб., 2012. 383 с. [*Mineev Y.N., Mineev O.Yu.* Ptitsy Bolshezemel'skoj tundry i Yugorskogo poluostrova. SPb., 2012. 383 s.].
- Мухеев А.В.* Белая куропатка. М., 1948. 180 с. [*Mikheev A.V.* Belaya kuropatka. М., 1948. 180 s.].
- Назаров А.А.* К исследованию структуры ареала белой куропатки в РСФСР и хронологические изменения ее численности // *Экология и рациональное использование охотничьих птиц в РСФСР*. М., 1983. С. 108–118 [*Nazarov A.A.* K issledovaniyu struktury areala beloj kuropatki v RSFSR i khronologicheskie izmeneniya ee chislennosti // *Ecologiya i racional'noe ispol'zovanie okhotnich'ikh ptits v RSFSR*. М., 1983. S. 108–118].
- Паевский В.А.* Демография птиц. Л., 1985. 285 с. [*Paevskij V.A.* Demografiya ptits. L., 1985. 285 s.].
- Северцов С.А.* Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л., 1941. 316 с. [*Severtsov S.A.* Dinamika naseleniya i prisposobitel'naya evolutsiya zhivotnykh. М.; L., 1941. 316 s.].
- Семенов Б.Т.* Промысловые птицы Тиманской тундры // *Изв. Геогр. об-ва*. М., 1939. Т. 71. Вып. 4. С. 569–579 [*Semenov B.T.* Promyslovyje ptitsy Timanskoj tundry // *Izv. Geogr. Ob-va*. М., 1939. T. 71. Vyp. 4. S. 569–579].
- Скробов В.Д.* О белой куропатке Большеземельской тундры // *Мат-лы совещ. «Ресурсы тетеревиных птиц в СССР»*. М., 1968. С. 72–74 [*Skrobov V.D.* O beloj kuropatke Bol'shezemel'skoj tunry // *Mat-ly soveshch. "Resursy teterevinykh ptits v SSSR"*. М., 1968. S. 72–74].
- Скробов В.Д.* Большеземельская и Малоземельская тундры // *Тетеревиные птицы*. М., 1975. С. 11–17 [*Skrobov V.D.* Bolshezemel'skaya i Malozemel'skaya tundry // *Teterevinyje ptitsy*. М., 1975. S. 11–17].
- Спангенберг Е.П., Леонович В.В.* Птицы Северо-Восточного побережья Белого моря // *Тр. Кандакшского заповедника*. Мурманск, 1960. Вып. 2. С. 213–336 [*Spangenberg E.P., Leonovich V.V.* Ptitsy Severo-Vostochnogo poberezh'ya Belogo morya // *Tr. Kandalakshskogo zapovednika*. Murmansk, 1960. Vyp. 2. S. 213–336].

- Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В. Зональные особенности размещения и численности белой куропатки в Приенисейской северной тайге и лесотундре // Ресурсы тетеревиных птиц в СССР. М., 1968. С. 77–78 [Syroechkovskij E.E., Rogacheva E.V. Zonalnye osobennosti razmeshchenia i chislenosti beloij kuropatki v Prienisejskoj severnoj taige i lesotundre // Resursy teterevinykh ptits v SSSR. M., 1968. S. 77–78].
- Успенский С.М. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач // Экология позвоночных Крайнего Севера. Свердловск, 1965 (Тр. ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 38). С. 65–102 [Uspenskij S.M. Ptitsy vostoka Bol'shezemel'skoj tundry, Yugorskogo poluostrova i ostrova Vajgach // Ecologiya pozvonochnykh Krajnego Severa. Sverdlovsk, 1965 (Tr. in-ta biol. UFAN SSSR. Вып. 38). S. 65–102].
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977. 263 с. [Shilov I.A. Ecologo-fiziologicheskie osnovy populatsionnykh otnoshenij u zhivotnykh. M., 1977. 263 s.].
- Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. Неворобьиные. Т. 1. СПб., 1995. 325 с. [Fauna evropejskogo Severo-Vostoka Rossii. Ptitsy. Nevorob'inye. T. 1. SPb., 1995. 325 s.].
- Andrewartha H.G., Birch L.C. The distribution and abundance of animals. Chicago, 1954. 782 с.
- Bergerud Arthur T. Population dynamics of the willow ptarmigan *Lagopus lagopus alleni* L. in Newfoundland 1955 to 1965 // *Oikos*, 1970. Vol. 21. N 2. P. 299–325.
- Bergerud Arthur T. The past abundance of the willow ptarmigan on the Avalon Peninsula of Newfoundland // *Can. Field-Natur*, 1971. Vol. 85. N 1. P. 21–23.
- Bergerud Arthur T., Mossop D.H., Myrberget S. A critique of the mechanics of annual changes in ptarmigan numbers // *Can. J. Zool.*, 1985. Vol. 63. N 1. P. 2240–2248.
- Hörnell-Willebrand M. Temporal and spatial dynamics of Willow Grouse *Lagopus lagopus* // *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae*. Umeå, 2005. Doctoral Thesis N 2005. 53 p.
- Marcström V., Höglund N.H. Factors affecting reproduction of willow grouse (*Lagopus lagopus*) in two highland areas of Sweden // *Viltrevy*. 1980. Vol. 11. N 7. P. 285–314.
- Myrberget S. Variations in the production of the Willow Grouse *Lagopus lagopus* (L.) in Norway, 1963–1972 // *Ornis scand.*, 1974. Vol. 5. N 2. P. 163–172.
- Myrberget S. Population cycles of the Willow Grouse *Lagopus lagopus* (L.) on island in northern Norway // *Fauna norv.*, 1984. Vol. 7. N 1. P. 46–56.
- Seebhom H. Siberia in Europe. A visit to the valley of the Petchora, in North East Russia. L., 1880. 312 p.
- Seebhom H. Birds of Siberia. A record of a naturalist visits to the valleys of the Petchora and Yenisei. L., 1901. 512 p.

Поступила в редакцию / Received 15.03.2017
Принята к публикации / Accepted 31.05.2017

POPULATION CHANGES AND DISTRIBUTION OF THE WILLOW GROUSE IN EAST-EUROPEAN TUNDRA OF RUSSIA

O.Yu. Mineev¹, Yu.N. Mineev²

Investigations were carried out since 1973 to 2015 in tundra of Nenets autonomous district and Komi Republic. Areas of big- and small-dwarf birch tundra situated on positive orographical structures are optimal for life of the Willow Grouse. There we can observe high breeding density and maximal number of the Willow Grouse. Population density of birds in areas of depressed relief is decreasing noticeably. Population dynamics of Willow Grouse, making regular seasonal migrations, in east-European tundra is rather complicated and depends from many factors. The most remarkable from them are number, breeding density and realization of reproductive potential of birds. Population changes of Willow Grouse in East-European tundra characterizes by cyclicity that haven't exact regularity. Many years dynamic have short (3–4) and long (6–11 year) cycles of high number. Maximums of increasing number vary from 3 to 11 years, and on average they occurs over 6.7 year. Minimums vary from 2 to 11 years, and on average they occur over 6 year. Interval of time between many years maximum and many years minimum on average is equal 12.7 years. Similar nature of population changes (3–4 and 10–11-years cyclicity) of Willow Grouse is also typical for West Siberian populations and most of Norwegian populations.

Key words: Willow Grouse, ecology, distribution, number, East-European tundra of Russia.

¹ Mineev Oleg Yurjevich, laboratory of vertebrate ecology, Federal State Budget Organization of Science Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division Russian Academy of Science, Syktyvkar, Komi Republic, Russia (mineev@ib.komisc.ru); ² Mineev Yurii Nikolaevich, laboratory of vertebrate ecology, Federal State Budget Organization of Science Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division Russian Academy of Science, Syktyvkar, Komi Republic, Russia (mineev@ib.komisc.ru).

УДК 591.5

ЭТОЛОГИЯ ВЕРЕТЕНИЦЫ ЛОМКОЙ *ANGUIS FRAGILIS* L., 1758 НА ГРУНТОВЫХ ДОРОГАХ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

А.Н. Тимофеев¹

Рассмотрены поведенческие особенности безногой ящерицы веретеницы *Anguis fragilis* L., 1758 на лесных дорогах центра Русской равнины. Отмечены негативная роль эффекта затаивания веретениц на дорогах при приближении опасности, а также их неспособность быстро передвигаться по ровной поверхности дорог. Эти особенности, наряду с уничтожением веретениц человеком, – существенный фактор снижения численности данного вида.

Ключевые слова: веретеница, этология веретениц, регуляция численности.

Безногая ящерица веретеница ломкая распространена в Европе, в том числе в прибрежной Скандинавии, и по всей Западной Азии (Банников и др., 1971, 1977). В России ареал доходит на севере до Карелии, на востоке до Тюменской обл., на юге до Кавказа и простирается по всей Восточно-Европейской равнине (Ануфриев, Бобрецов, 1996). Везде на своем ареале веретеница в основном приурочена к лесным биотопам (Литвинов, Ганшук, 2009). Численность вида на большей части ареала относительно стабильна. Тем не менее смертность в некоторые годы может быть очень высокой. Кроме того, что происходит уничтожение веретениц естественными врагами (некоторые виды лесных млекопитающих и птиц), многие особи погибают по вине человека. Имеют место как умышленное истребление, так и случайная гибель животных.

При умышленном уничтожении человек часто принимает безногую ящерицу веретеницу за змею, считая ее ядовитой. При низком уровне культурного и духовного развития человек стремится убить все живое, что, по его мнению, представляет опасность. Случайная гибель веретениц происходит обычно на проезжих или пешеходных дорогах, где они, оставаясь незамеченными, попадают под колеса транспортных средств или под ноги пешеходов.

Распределение особей по биотопам, разнообразное в пределах ареала (табл. 1), обзорно рассмотрено в работе Н.А. Литвинова и С.В. Ганшук (2009). Из всего спектра представленных биотопов наиболее предпочтительными для веретеницы являются широколиственные леса, в мень-

шей степени они заселяют смешанные и хвойные леса, еще реже встречаются на лугах и остепненных участках, незначительное их количество отмечено на дорогах, просеках, вырубках и гарях. В литературе нами не найдено сведений о специальных исследованиях, описывающих роль антропогенных дорог в жизненном цикле веретениц. Е.А. Дунаев в монографии о земноводных и пресмыкающихся Подмоскovie (1999) упоминает о встречах веретениц на дорогах и прилегающих участках. Биологию и экологические особенности веретениц на урбанизированных территориях описывает Г.С. Бутов (2003).

В мае–июне 2015–2016 гг. на территории Воронежской обл. мы проводили специальные исследования, включая учет погибших веретениц и наблюдения за поведенческими реакциями разновозрастных особей. Местом проведения учетов и наблюдений служили грунтовые дороги Воронежской нагорной дубравы, район исследования располагался на юго-западной окраине г. Воронеж. Общая протяженность дорожной трансекты составляла около 5 км.

Май 2015 г. был относительно теплым и сухим: среднесуточная температура колебалась от 11 до 16 °С, число дождливых дней 9; в июне среднесуточный температурный диапазон составлял 12–24 °С, дождливых дней было также 9. В 2016 г. май был жарким и дождливым: температура колебалась от 11 до 23 °С, дождливых дней было 18; в июне среднесуточная температура колебалась в пределах 16–28 °С, число дождливых дней 12.

Грунтовые дороги размещались на серых лесных почвах легкого механического состава с

¹ Тимофеев Андрей Николаевич – доцент кафедры экологического образования Воронежского государственного педагогического университета, канд. биол. наук (www72@bk.ru).

Т а б л и ц а 1

Биотопическое распределение веретенницы ломкой в пределах своего ареала

Биотопы Территории	Хвойные леса	Смешанные леса	Листоветные леса	Луга	Дороги, просеки, вырубкн	Гари
Подмосковье				+ (окраины)	+	
Воронежская область		+	+		+	
Башкортостан		+	+	+ (косимые)		
Нижнее Поволжье			+ (нагорные дубравы)			
Мордовия	+		+ (широко-лиственные)			
Ульяновская область			+			
Волжско-Камский край	+ (елово-сосновые)	+		+		
Татарстан	+ (сосновые)		+ (широко-лиственные)			
Самарская область	+	+	+			
Республика Коми		+	+			
Пермский край	+	+	+	+ (суходольные)		+
Всего	5	6	9	4	2	1

Т а б л и ц а 2

Гибель веретеницы ломкой на лесных дорогах окрестностей г. Воронеж

Годы	Возраст веретениц	Умышленное истребление	Случайная гибель	Всего за год
2015	сеголетки	–	3	14
	молодые	1	3	
	старые	3	4	
2016	сеголетки	–	4	18
	молодые	1	4	
	старые	2	7	
Всего		7	25	32

большим содержанием песчаной фракции, но из-за значительной пешеходной и автотранспортной нагрузки верхний слой почвы становится сильно уплотненным. По этой причине после продолжительных осадков вода может длительное время оставаться на поверхности дороги, а влажное дорожное полотно, уплотняясь под колесами автомобилей, приобретает во многих местах очень ровную и гладкую поверхность, которая становится неудобной для передвижения многих ползающих животных, например дождевых червей, выходящих на поверхность земли, а также веретениц, змей, некоторых видов насекомых на личиночной стадии развития и т.д.

На дорогах, выбранных для проведения исследований, каждые три дня проводился подсчет мертвых веретениц. За указанный период исследований найдены 32 особи (14 экз. в 2015 г. и 18 экз. в 2016 г.). Среди обнаруженных мертвых особей отмечены 7 достоверных случаев умышленного истребления веретениц человеком – тело изрублено на куски (в 2015 г. – 4 особи, в 2016г. – 3 особи). Остальные 25 экз. оказались мертвы, вероятно, из-за наезда автотранспортных средств или погибли под ногами пешеходов (раздавлены умышленно или случайно). Среди мертвых веретениц отмечены сеголетки, молодые (2–3 года) и старые (более трех лет) особи (табл. 2). Большая часть погибших веретениц была обнаружена в первой декаде июня. Гибель веретениц на проезжих грунтовых дорогах была более чем в три раза выше, чем на пешеходных тропках.

Высокая смертность веретениц на грунтовых дорогах обусловлена их морфо-физиологическими и этологическими особенностями. Естественная среда обитания этих безногих ящериц – напочвенная подстилка смешанных и широколиствен-

ных лесов. Их тело отлично приспособлено для передвижения между листовым опадом, ветками деревьев и разлагающейся растительной органикой в поисках корма: дождевых червей, насекомых, обитающих в лесной подстилке, и их личинок, слизней, многоножек и других беспозвоночных животных.

Заостренная голова и обтекаемое тело, покрытое мелкими чешуйками и щитками, позволяют веретеницам как бы прокалывать лесную подстилку и, изгибая тело, плавно скользить в ней, отталкиваясь от субстрата. Их движения в лесной подстилке аналогичны движению ужей в воде. Совершенно иной способ передвижения у змей, которые перемещаются по поверхности земли, отталкиваясь от субстрата относительно крупными чешуйками и щитками тела. Змеям не составляет особого труда перемещаться на ровной и гладкой поверхности в любом направлении, цепляясь за мельчайшие неровности поверхности чешуйками своего тела, и отталкиваясь с их помощью от субстрата.

Веретеницы могут выползать на грунтовые дороги либо в поисках пищи (на открытом пространстве хорошо заметны объекты питания), либо в поисках прогреваемых солнцем участков для нормализации термобаланса собственного тела, либо в том случае, когда ее собственный маршрут пересекается с дорогой. Но, попадая на влажные и хорошо укатанные (или утопанные) гладкие поверхности грунтовых дорог, веретеницы становятся абсолютно беспомощными, легко уязвимыми при приближении опасности. Пытаясь уползти, они производят быстрые волнообразные движения, сходные с таковыми у плывущей змеи, но остаются при этом на одном месте. Мелкие, плотно прижатые к телу ро-

говые чешуйки не способны создать сцепление с относительно гладкой поверхностью дороги, которая, в этом случае, становится для веретениц смертельной ловушкой.

Другой особенностью веретениц, способствующей их гибели на дорогах, является их поведенческая реакция на приближающуюся опасность. Оказавшись в критической ситуации, они обычно затаиваются, оставаясь без движения несколько минут, пока опасность не удалится на значительное расстояние (несколько метров). В условиях их естественной среды обитания (в лесной подстилке) такой способ выживания себя полностью оправдывает. Затаившуюся во время опасности веретеницу среди опавшей листвы и веток деревьев обнаружить чрезвычайно трудно. Но этот же инстинкт оказывается бесполезным, а в большинстве случаев вредным, если опасность застает веретениц на автодороге. В этом случае они почти всегда погибают под колесами транспорта. На пешеходных лесных тропах у веретениц есть шанс при затаивании сохранить свою жизнь, так как вероятность того, что пешеходы наступят именно на нее, не очень высока. Автор был свидетелем случая, когда 14 человек, идущих друг за другом по лесной тропе, не замечали затаившуюся на ней веретеницу, перешагивали через нее и оставили невредимой. В этом случае шанс на выживание был минимален, но веретеница тем не менее осталась жива. На проезжей лесной дороге с интенсивным движением транспорта вероятность гибели веретениц приближается к 100%.

На открытой поверхности дорог мертвые веретеницы хорошо заметны и становятся легкой добычей хищников, падальщиков и всеядных животных. Отмечены случаи поедания их тел ужа-

ми, землеройками, ежами. Умиравшую молодую особь веретеницы поедала зеленая жаба, на клочках дикой груши обнаружены наколотые куски тела веретеницы, разрубленной человеком (запасенные, вероятно, сорокопутом). Вокруг мертвых особей веретениц отмечены скопления красноклопов бескрылых, личинок и имаго жуужелиц, мертвоедов, представителей двукрылых насекомых.

На дорогах (в зависимости от того, где проходит дорога – лесные поляны, просеки, окраины леса, чаща и т.д.) погибших веретениц могут подбирать вороны, галки, грачи, сороки, сойки, некоторые представители хищных птиц, а также млекопитающие, такие как хорьки, куницы, ласки, горностаи, колонки и др.

Таким образом, наличие дорог существенно лимитирует численность веретеницы ломкой. В лесных экосистемах, где густая сеть проезжих и пешеходных дорог, этот показатель может сильно сокращаться. Гибель веретениц на дорогах обусловлена в основном их неспособностью быстро перемещаться, уходя от опасности, по ровной и относительно гладкой поверхности дороги, а также инстинктом затаивания, который срабатывает при опасности не только в естественной среде их обитания, но и на открытой поверхности дорог, где они оказываются под колесами автотранспорта. На проезжих лесных дорогах гибель веретениц в три раза выше, чем на пешеходных тропах. На последних веретеницы погибают или случайно, оказавшись незамеченными и раздавленными человеком, или в силу целенаправленного, умышленного уничтожения человеком, принявшим безобидную ящерицу за ядовитую змею. Необходимо для предотвращения умышленного уничтожения веретениц проводить разъяснительную работу с населением, особенно в местах массовой гибели этих ящериц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л.* Земноводные и пресмыкающиеся. М., 1998. 574 с. (Сер.: Энциклопедия природы России) [*Anan'eva N.B., Borokin L.Ya., Darevskij I.S., Orlov N.L.* *Zemnovodnye i presmykayushchiesya*. М., 1998. 574 s. (Ser.: *Entsyklopediya prirody Rossii*)].
- Ануфриев В.М., Бобрецов А.В.* Фауна Европейского Северо-Запада России: Амфибии и рептилии. Т. 4. СПб., 1996. 135 с. [*Anufriev V.M., Bobretsov A.V.* *Fauna evropejskogo severo-zapada Rossii: Amfibii i reptilii*. Т. 4. SPb., 1996. 135 s.].
- Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К.* Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М., 1971. 304 с. [*Bannikov A.G., Darevskij I.S., Rustamov A.K.* *Zemnovodnye i presmykayushchiesya SSSR*. М., 1971. 304 s.].
- Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К., Щербак Н.Н.* Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., 1977. 415 с. [*Bannikov A.G., Darevskij I.S., Rustamov A.K., Shcherbak N.N.* *Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR*. М., 1977. 415 s.].
- Бутов Г.С.* Экология и биология земноводных и пресмыкающихся в урбанизированных условиях (на примере г. Воронеж): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2003. 23 с. [*Butov G.S.* *Ekologiya i biologiya zemnovodnykh i presmykayushchikhsya v urban-*

izirovannykh usloviyakh (na primere goroda Voronezha): avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Voronezh, 2003. 23 s.].
Дунаев Е.А. Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. М., 1999. 84 с. [Dunaev E.A. Zemnovodnye i presmykayushchiesya Podmoskov'ya. M., 1999. 84 s.].
Литвинов Н.А., Ганицук С.В. Микроклиматические условия обитания ломкой веретеницы (*Anguis fragilis*,

Reptilia, Sauria) в Камском Предуралье // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука, 2009. Т. 18, № 1. С. 86–90 [Litvinov N.A., Ganshchuk S.V. Mikroklimaticheskie usloviya obitaniya lomkoj veretenitsy (*Anguis fragilis*, Reptilia, Sauria) v Kamskom Predural'e // Samarskaya Luka: problemy regional'noj i global'noj ekologii. Samarskaya Luka, 2009. T. 18. N 1. S. 86–90].

Поступила в редакцию / Received 15.03.2017

Принята к публикации / Accepted 31.05.2017

ETHOLOGY OF THE BLIND WORM *ANGUIS FRAGILIS* L., 1758 ON DIRT ROADS IN THE FOREST ECOSYSTEMS

A.N. Timofeev¹

We examines the behavioral characteristics of legless lizard, blind worm, *Anguis fragilis* L., 1758 on the forest roads of the Central Russian plain. The negative role of the effect of hiding blind worm on the roads at the approach of danger, and the inability of their fast movement on smooth surface roads is noted. Along with the destruction of blind worm man, these features are a significant factor in the decline of this species.

Key words: blind worm, ethology of blind worm, regulation of population.

¹ Timofeev Andrey Nikolaevich, Voronezh state pedagogical University (www72@bk.ru).

УДК 595.76. (470.322)

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ COLEOPTERA (INSECTA) ОСНОВНЫХ ТИПОВ МЕСТООБИТАНИЙ ЗАПОВЕДНИКА ГАЛИЧЬЯ ГОРА

М.Н. Цуриков¹

На территории района исследования наибольшие доли доминирующих видов жесткокрылых по числу особей отмечены главным образом в субстратах с разлагающимися органическими остатками (на вытекающем соке берез, трупах животных, в грибах и миксомицетах и др.), а наименьшие – в субстратах с более стабильными условиями (в почве, подстилке и дерне, на поверхности почвы, в травостое и в кронах деревьев). Наибольшие доли доминирующих видов зимующих жуков по общей численности отмечены в местах, наименее пригодных для зимовки большинства видов. В вегетационный период в водоемах нет видов жуков с широкой экологической валентностью, а на почве и в травостое отмечено значительное преобладание доли видов жесткокрылых с узкой экологической валентностью. Вместе с тем, в большинстве местообитаний вегетационного периода и во всех местообитаниях зимнего периода в общей числе видов Coleoptera преобладает доля видов с широкой экологической валентностью.

Ключевые слова: Coleoptera, местообитания, экологическая валентность, доминирующие виды, заповедник Галичья гора (Липецкая область).

Многим экономически опасным видам свойственны широкая экологическая валентность и значительная численность. Накопление знаний о предпочтениях такими видами определенных местообитаний позволяет оперативно оценивать состояние их популяций, что дает материал для составления прогноза всплеск численности. Цель настоящей работы – сравнительный анализ долей доминирующих видов и широты экологической валентности видов жесткокрылых основных типов местообитаний.

Известно множество публикаций, в которых приведены данные о долях числа доминирующих видов жесткокрылых, в частности у гидробионтов (Graf, 1980), ботробионтов (Roubal, 1935), хортобионтов (Strejček, 1995), филлобионтов (Шалапенко, 1977), ксилобионтов (Татарина, 2002), некробионтов (Пушкин, 2011). Однако сравнительный анализ этих материалов невозможен, так как исследования проводились в разных природных зонах, в разные десятилетия, с разной степенью изученности видового состава Coleoptera. Решение данной проблемы

возможно только при проведении многолетних исследований жесткокрылых в масштабе отряда на ограниченной территории с помощью многих методов. Кроме сравнительного изучения структур доминирования, представляется важным выявление долей числа стенотопных и эвритопных видов жуков в различных типах местообитаний. Настоящая работа представляет собой первую попытку решения обозначенных проблем.

Терминология

В настоящей работе нами были приняты следующие обозначения основных типов местообитаний вегетационного периода: 1) водоемы; 2) почва, подстилка и дерн; 3) норы сусликов; 4) поверхность почвы; 5) травостой; 6) цветки; 7) кроны деревьев; 8) подкорное пространство (под отслоившейся корой деревьев); 9) грибы и миксомицеты; 10) вытекающий сок берез; 11) гниющие растительные остатки; 12) экскременты; 13) трупы животных. Кроме этого, в тексте упоминаются основные типы местообитаний зимнего периода, названия ко-

¹ Цуриков Михаил Николаевич – ст. науч. сотр. заповедника Галичья гора Воронежского государственного университета, канд. биол. наук (mnsurikov@rambler.ru). Статья публикуется в авторской редакции.

С глубокой скорбью редакция Бюл. МОИП (отд. биол.) сообщает, что автор статьи безвременно и скоропостижно скончался на 54-м году жизни, работая над новой статьей, которую мы и публикуем в этом номере. Постоянный, желанный автор нашего журнала, Михаил Николаевич, своим энтомологическим творчеством показал значение «большой» фаунистики для возможности делать обобщения по проблемам структуры фауны, экологии, методическим и природоохранным аспектам энтомологии. Посещение Михаилом Николаевичем редакции оставили незабываемое чувство глубокого уважения и удовольствия от общения с ним.

торых соответствуют названиям субстратов, в которых была зафиксирована зимовка имаго жесткокрылых: 1) песчаная коса (берег р. Дон); 2) дерн; 3) подстилка; 4) гниющие растительные остатки (огород на лугу); 5) навоз (коров и лошадей); 6) почва с трухой сена и сухим навозом (скотный двор); 7) труха пшеницы и мука (неотапливаемый амбар); 8) скопление веток и стеблей; 9) прелое сено (остепненная опушка); 10) сено (залежь, сеновал, луг); 11) сено (поле многолетних трав); 12) трухлявые березовые пни; 13) подкорное пространство и труха валежника; 14) настоящие трутовики. В случаях, когда было важно сделать акцент на физических свойствах среды, в которой были зафиксированы жесткокрылые, вместо термина «местообитание» нами был использован термин «субстрат».

Материал и методика

Материалы для исследования были собраны в 1995–2011 гг. на территории урочища Морозова гора (заповедник Галичья гора), расположенного на левом берегу р. Дон у восточной границы Среднерусской возвышенности (в центральной части Липецкой обл.).

Для отлова имаго жуков были использованы 122 типа (с модификациями ловушек и методик, 104 из которых разработаны автором (Цуриков, 2006а, 2006б; Цуриков, Цуриков, 2001; Голуб и др., 2012). При проведении исследования собирали и определяли представителей всех семейств жуков без исключения. Определение значительной части жесткокрылых, собранных в процессе работы, проверено специалистами. При этом часть материала идентифицирована путем тщательного сравнения с видами из фондовой коллекции заповедника Галичья гора и личной коллекции автора. Подавляющее большинство этих видов в разные годы были определены ведущими специалистами России, Беларуси, Латвии, Украины и Чехии (Цуриков, 2009). Диаграммы построены с помощью программы Excel 2010.

Выделение основных типов местообитаний жесткокрылых происходило следующим образом: все сборы Coleoptera, проведенные на территории урочища Морозова гора, подвергали корреляционному анализу в программе Statistica 6.0, после чего проводилось объединение в группы сборов жесткокрылых, имеющих большие значения коэффициента корреляции. После проведения неоднократных объединений были

выявлены упомянутые выше местообитания, в которых был зафиксирован своеобразный состав видов и значительная численность жесткокрылых.

Результаты и обсуждение

В результате исследования были собраны 255 523 экз. имаго жесткокрылых, принадлежащих к 2000 видам из 844 родов и 86 семейств. При этом в вегетационный период были отмечены 213 667 экз. (1898 видов из 86 семейств), а зимой – 41 856 экз. (673 вида из 50 семейств). По причине уникального характера локализации имаго жесткокрылых в каждом из местообитаний вегетационного периода исследования проводили разными методами, что не позволяет сравнивать абсолютные данные по численности доминирующих видов. Некорректным представляется и сравнение абсолютных данных местообитаний зимнего периода, так как они существенно различаются по общей численности Coleoptera. Для унификации материалов были вычислены значения долей численности доминирующих видов (включая и виды-субдоминанты), составляющих 2% и более от числа жуков соответствующего местообитания (Renkonen, 1938) (рис. 1, 2).

Результаты анализа (рис. 1) свидетельствуют о том, что наибольшие доли численности доминирующих видов жесткокрылых отмечены главным образом в субстратах с разлагающимися органическими остатками (на вытекающем соке берез, трупах животных, в грибах и миксомицетах и др.), а наименьшие – в субстратах с более стабильными условиями (в почве, подстилке и дерне, на поверхности почвы, в травостое и в кронах деревьев). Полученные данные позволяют высказать предположение о том, что наличие больших долей многочисленных видов среди жуков, приуроченных к разлагающимся органическим остаткам, представляет собой пример адаптивной стратегии. При возникновении природных аномалий (например, резкое изменение температуры воздуха) возможны задержка или, наоборот, более раннее развитие вида. Это может оставить жуков без достаточного количества пищи, так как разлагающиеся субстраты быстро теряют необходимые для насекомых пищевые свойства. Виды с малой численностью в этом случае оказываются гораздо более уязвимыми по сравнению с видами, имеющими большую численность. Данное предположение согласуется с материалами Ж.-П. Лумарета и Н. Штирнета

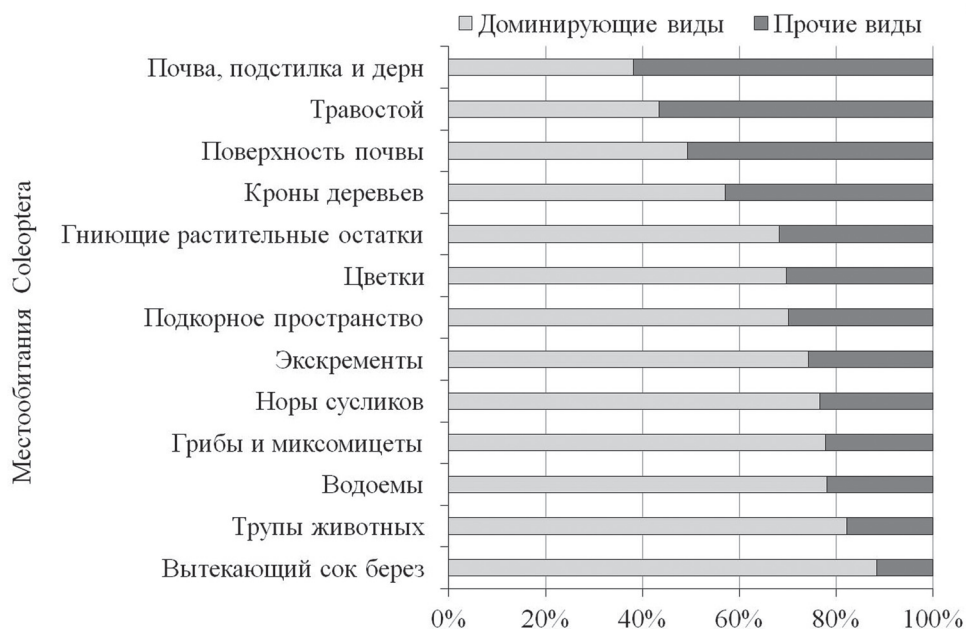


Рис. 1. Соотношение между долями суммарной численности доминирующих и всех прочих видов жесткокрылых в разных местообитаниях вегетационного периода (урочище Морозова гора, 1995–2011 гг.)



Рис. 2. Соотношение между долями суммарной численности доминирующих и всех прочих видов жесткокрылых в местообитаниях зимнего периода (урочище Морозова гора, 1995–2011 гг.)

(Lumaret, Stienet, 1994), показавших, что навозные жуки, обладая большой численностью, завершают свой жизненный цикл в течение очень короткого благоприятного периода.

Анализ материалов из местообитаний зимнего периода показал, что наибольшие доли численности доминирующих видов отмечены в субстратах, наименее пригодных для зимов-

ки большинства видов, встречающихся в иных местообитаниях (рис. 2). Очевидно, что микроклиматические и иные условия в трутовиках, муке, под отставшей корой, в трухе валежника и пшеницы, а также в гнилых растительных остатках достаточно специфичны, что является отрицательным фактором для зимовки большинства Coleoptera. Прочие субстраты значительно более



Рис. 3. Доля числа видов жесткокрылых с разной экологической валентностью, отмеченных в местообитаниях вегетационного периода (урочище Морозова гора, 1995–2011 гг.)

доступны для жуков, поэтому одни и те же виды распределяются по нескольким типам субстратов, что снижает концентрацию этих насекомых в каждом из них.

В целях сравнительного анализа состава жуков в основных типах местообитаний вегетационного периода для каждого из этих местообитаний вычислены значения долей видов, встречающихся только в одном местообитании, и долей числа видов, экологическая валентность которых шире (отмеченных более чем в трех местообитаниях) (рис. 3).

Анализ рис. 3 показывает, что в водоемах отсутствуют виды жуков с широкой экологической валентностью, что связано с особой средой обитания. Значительное преобладание жесткокрылых с узкой экологической валентностью отмечено на почве и в травостое, в то время как во всех прочих местообитаниях видов с широкой экологической валентностью больше. При этом в почве, подстилке и дерне, норах сусликов, вытекающем соке берез и трупах животных значения долей численности видов с широкой экологической валентностью в три и более раз превышают доли видов с узкой экологической валентностью. Полученные материалы свидетельствуют о присутствии здесь значительного числа жуков, встречающихся в иных местообитаниях. В частности, почва, подстилка и норы сусликов используются в качестве временных

убежищ, а сок берез – при дополнительном питании ранней весной. Преобладание долей видов жуков с узкой экологической валентностью в водоемах, травостое и на поверхности почвы можно объяснить наибольшей степенью приспособленности жуков данных местообитаний к условиям региона, так как пищевая база и иные благоприятные для них факторы остаются в относительно стабильном состоянии многие годы. Правомерность такого предположения можно подтвердить результатами исследований навозных жуков. В частности, было показано, что при изменении режима выпаса овец и крупного рогатого скота навозные жуки изменяют состав и численность, приспособляясь к новым условиям (Lumaret et al., 1992). Согласно другому источнику (Lobo et al., 1998), в местностях, где выпас скота с участием большого поголовья животных был непрерывным во времени, разнообразие и обилие навозных жуков было значительно выше, чем в местах, где скот начали выпасать недавно.

Анализ зимующих жесткокрылых показал, что во всех местообитаниях зимнего периода по численности преобладает доля видов с широкой экологической валентностью, что объясняется присутствием в каждом из местообитаний значительного числа видов, встречающихся в иных местообитаниях. Полученные данные подтверждают ранее опубликованные материалы

о том, что в подстилке зимой, по сравнению с вегетационным периодом, число особей гораздо больше за счет прихода насекомых на зимовку (Пшеничникова, 1961). При этом в кучах сена, скоплениях веток и стеблей, трухлявых березовых пнях и др. значения долей видов с широкой экологической валентностью более чем в два раза превышают значения долей видов с самой узкой экологической валентностью, так как эти субстраты привлекают наибольшее число раз-

личных видов. В то же время в подкорном пространстве и трухе валежника, в настоящих трутовиках, в дерне и почве с трухой сена и навоза значения долей видов с широкой экологической валентностью не превышают значения долей видов с минимальной экологической валентностью более чем в 1,5 раза.

Автор выражает глубокую благодарность В.Б. Чернышеву за ценные советы при подготовке данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А. Коллекция насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М., 2012. 339 с. [Golub V.B., Tsurikov M.N., Prokin A.A. Kolleksiya nasekomykh: sbor, obrabotka i khranenie materiala. M., 2012. 339 s.].
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с. [Odum Yu. Osnovy ekologii. M., 1975. 740 s.].
- Пушкин С.В. Фауна жуков некрофагов юга России и Кавказа // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке. СПб., 2011. С. 78–82 [Pushkin S.V. Fauna zhukov nekrofagov yuga Rossii i Kavkaza // Fundamental'nye problemy entomologii v XXI veke. SPb., 2011. S. 78–82].
- Пшеничникова Н.М. Влияние лесных полос и характера землепользования полей на энтомофауну межполосных пространств // Зоол. журн. 1961. Т. 40. Вып. 9. С. 1364–1377 [Pshenichnikova N.M. Vliyanie lesnykh polos i kharaktera zemlepol'zovaniya polej na entomofaunu mezhpolosnykh prostranstv // Zool. Zhurn. 1961. T. 40. Vyp. 9. S. 1364–1377].
- Татаринова А.Ф. Фауна и экология ксилобионтных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) европейского Северо-Востока России. Авторефер. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 23 с. [Tatarinova A.F. Fauna i ekologiya ksilobiontnykh zhestkokrylykh (Insecta, Coleoptera) evropejskogo Severo-Vostoka Rossii. Avtorefer. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2002. 23 s.].
- Цуриков М.Н. Три ловушки с приманками для сбора беспозвоночных // Зоол. журн. 2006а. Т. 85. № 5. С. 656–658 [Tsurikov M.N. Tri lovushki s primankami dlya sbara bespozvonochnykh // Zool. zhurn. 2006a. T. 85, N 5. S. 656–658].
- Цуриков М.Н. Простые ловушки для сбора беспозвоночных // Зоол. журн. 2006б. Т. 85. № 6. С. 760–765 [Tsurikov M.N. Prostyie lovushki dlya zbora bespozvonochnykh // Zool. zhurn. 2006b. T. 85. N 6. S. 760–765].
- Цуриков М.Н. Жуки Липецкой области. Воронеж, 2009. 332 с. [Tsurikov M.N. Zhuki Lipetskoj oblasti. Voronezh, 2009. 332 s.].
- Цуриков М.Н., Цуриков С.Н. Природосберегающие методы исследования беспозвоночных животных в заповедниках России: Тр. Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Вып. 4. Тула, 2001. 130 с. [Tsurikov M.N., Tsurikov S.N. Prirodosberegayushchie metody issledovaniya bespozvonochnykh zhivotnykh v zapovednikakh Rossii: Tr. Assotsiatsii osobo okhranyaemykh prirodnykh territorij Zentral'nogo Chernozem'ya Rossii. Vyp. 4. Tula, 2001. 130 s.].
- Шалапенко Е.С. Фауна долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) в кронах древесных насаждений юго-восточных районов Белоруссии // Тез. докл. VII междунар. симпозиума по энтомофауне Средней Европы. Ленинград, 19–24 сентября 1977. Ленинград, 1977. С. 91–92 [Shalapenok E.S. Fauna dolgonosikov (Coleoptera, Curculionidae) v kronakh drevesnykh nasazhdenij yugo-vostochnykh rajonov Belorussii // Tez. dokl. VII mezhdunar. simpoziuma po entomofaune Srednej Evropy. Leningrad, 19–24 sentyabrya 1977. Leningrad, 1977. S. 91–92].
- Graf H. Ökologische Untersuchung der Käferfauna in den Gewässern Solingens (Insecta: Coleoptera) // Decheniana. 1980. Bd. 133. S. 115–143.
- Lobo J.M., Lumaret J.P., Jay-Robert P. Sampling dung-beetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices // Pedobiologie. 1998. Vol. 42. P. 252–266.
- Lumaret J.P., Kadiri N., Bertrand M. Changes in resources: consequences from the dynamics of dung beetle communities // Journal of Applied Ecology. 1992. Vol. 29. P. 349–356.
- Lumaret J.-P., Stiernet N. Adaptation and evolutive strategies of dung beetles in high mountains (Coleoptera, Scarabaeoidea) // Écologie. 1994. Vol. 25. N 2. P. 79–86.
- Roubal J. Historie pražské koleopterologie // Acta Soc. Entomol. Bohemoslov. 1935. Vol. 32. S. 74.
- Strejček J. Vysledky průzkumu brouků v oblasti Žatecka v letech 1969 až 1985 s hlavním zaměřením na fytofagni čeledi Chrysomelidae (s.l.), Bruchidae, Urodontidae, Anthribidae a Curculionidae (s.l.) // Sborník Okresního muzea v Mostě, Řada přírodovědná. 1995. Vol. 17. S. 53–68.

SOME COLEOPTERA (INSECTA) CHARACTERISTICS OF THE MAIN TYPES OF HABITATS OF GALICHYA GORA RESERVE

*M.N. Tsurikov*¹

The highest percentage of the predominant Coleoptera species density in the study area has been recorded mostly in environments with decomposing organic debris (dripping birch tree sap, animal remains, fungi, myxomycetes etc.), whereas the lowest percentage – in environments with more stable conditions (soil, plant litter, turf, surface soil, grass and tree crowns). The highest percentage of the predominant species of wintering beetles has been recorded in wintering locations least suitable for most species. During the growing season beetle species with a wide ecological valence are not to be found in water reservoirs, whereas on the ground and in the grass a considerable prevalence of Coleoptera groups with a narrow ecological valence is observed. However, in most habitat of vegetation period and in all winter habitats proportion Coleoptera species with broad ecological valence is predominant.

Key words: Coleoptera, habitat, ecological valence, predominant species, State Natural Reserve “Galich’ya Gora” (Lipetsk Area).

¹ *Tsurikov Michael Nikolaevich*, Galichya Gora nature reserve, Voronezh state University (mntsurikov@rambler.ru).

УДК 595.766.44

***PTILINASTIDIUS MIRABILIS* GEN. N., SP. N. – НОВЫЕ РОД
И ВИД ЖУКОВ-ТОЧИЛЬЩИКОВ ИЗ БРАЗИЛИИ
(COLEOPTERA: PTINIDAE: PTILININAE)**

И.Н. Тоскина

Описаны новый род *Ptilinastidius* gen. n. и новый вид *P. mirabilis* sp. n. жуков-точильщиков (Coleoptera: Ptinidae: Ptilininae) из Бразилии.

Ключевые слова: *Ptilinastidius mirabilis*, Ptilininae, Ptinidae, Coleoptera, новый род, новый вид, Бразилия.

При разборе коллекции южноамериканских жуков-точильщиков, присланных из Генуэзского Национального музея (Museo civico di storia naturale di Genova – MCG), нам встретились экземпляры, несомненно принадлежащие к новым родам. Описание одного из них, очень красивого и крупного жука (что встречается редко среди точильщиков, – в основном мелких жуков), мы даем в этой статье, вместе с описанием и рисунками типового вида.

Методика измерений

Длину переднеспинки измеряли в профиль, так как измерение сверху, как правило, дает искаженные результаты из-за выпуклости переднеспинки. Длину надкрылий измеряли от базального края щитка, ширину – чуть ниже плеч. Длину члеников измеряли между точками их соединений, ширину членика – по его апикальному краю. Описание особенностей брюшных стернитов, относящиеся только к видимым стернитам, ради экономии места не повторяется.

***Ptilinastidius* gen. n.** (рис. 1)

Внешний вид. Жуки крупные, в плотном, прилегающем, блестящем опушении. Тело немного сужается к концу (рис. 1, 1).

Голова. Лоб выпуклый. Наличник поперечный, прямой. Верхняя губа двулопастная. Глаза круглые, выпуклые, цельные (рис. 1, 2). Последний членик челюстных щупиков ромбовидный (рис. 1, 3). Усики: 1-й членик толстый, слабо серповидный; 2-й членик очень маленький, округлый, поперечный; 3-й членик треугольный, с вогнутой вершиной; 4–7-й членики с отростками (8–11-й (?) членики утрачены) (рис. 1, 4).

Переднеспинка с полным боковым кантом, поперечная, выпуклая, но без горба (рис. 1, 5), в ос-

новании равна ширине плеч надкрылий. Боковые края не уплощенные. Диск с тонкой средней линией, с треугольным рельефом, подчеркнутым опушением. Базальный край слабо дуговидный; бока выпуклые; переднеспинка полукругом сужается к вершине (рис. 1, 1).

Щиток маленький, треугольный.

Надкрылья. Диск с четырьмя ребрышками, из которых 2-, 3- и 4-е ребрышки соединяются в одно, немного не доходя до вершины (рис. 1, 1). Бока с двумя латеральными бороздками и двумя латеральными ребрышками. Междурадия в крупных, неправильных точках. Боковой край без выреза для задних ног (рис. 1, 5). Плечи хорошо развиты.

Грудные стерниты. Переднегрудь очень короткая, передние тазики сближены. Средние тазики едва раздвинуты. Заднегрудь выпуклая, со срединной бороздкой; шов, соединяющий заднегрудь со среднегрудью, имеет вид тонкого кия (рис. 1, 6). Задние тазики раздвинуты. Передний край заднегруды без вдавлений для средних ног. Эпимеры расширяются кпереди.

Ноги. Бедра длинные. Средние голени и лапки тонкие; лапки значительно короче голеней; 1-й членик лапок очень длинный (рис. 1, 7).

Брюшко. Первый стернит без выемок для задних ног. Стерниты убывают по длине: за 1-м (самым длинным) следует 2-й, затем 5-й, 3-й, 4-й (самый короткий); 1-й шов одинарный, слабо выгнут назад; остальные швы двойные, прямые.

Род отнесен к подсемейству Ptilininae и немного напоминает род *Phanerochila* Fleutiaux, 1896 суживающимся к концу телом, ребрышками на переднеспинке и надкрыльях, размерами и швами брюшных стернитов. Но у *Phanerochila* членики усиков с очень длинными отростками, форма переднеспинки совершенно другая, ребрышки на

¹ Тоскина Ирина Николаевна, канд. биол. наук (e-mail: nina_11235813@mail.ru).

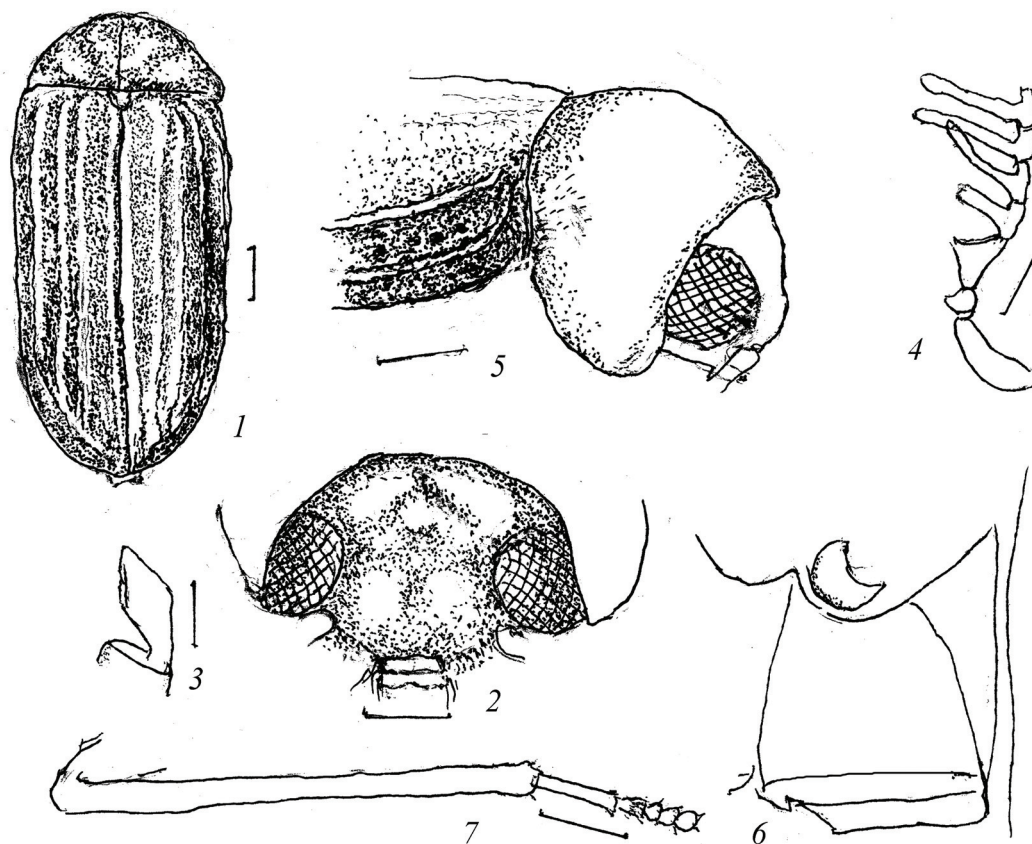


Рис. 1. *Ptilinastidius mirabilis* sp.n. (♀?): 1 – общий вид жука; 2 – лоб; 3 – последний членик челюстного щупика; 4 – усик; 5 – передняя часть тела, вид сбоку; 6 – левая половина заднегруди; 7 – голень и лапка средней ноги. Масштаб: 0,1 мм (3); 0,5 мм (4, 7); 1,0 мм (1, 2, 5, 6)

надкрыльях очень короткие (White, 1972; Toskina, 2000). По усикам (отростки начинаются с 4-го членика (рис. 2, 1)) и некоторым деталям вентральной поверхности (средне- и заднегруди) (рис. 2, 2) новый род напоминает *Ptilinomorphus* Español, 1965. Но у *Ptilinomorphus*, кроме цилиндрической формы тела, огромные глаза (рис. 2, 3), веретеновидный последний членик челюстных щупиков (рис. 2, 4) (Español, 1965; Español, Blas, 1991) и надкрылья без ребрышек.

К Ptiliniinae относится еще род *Ptilinus* Geoffroy (in: Müller, 1764), представители которого широко распространены в Палеарктике и встречаются также и в Южной Америке. У видов *Ptilinus* тело цилиндрическое, не сужается к концу, передний край и диск переднеспинки со скульптурой в виде зубцов, передние голени с зубом на вершине и с зубчиками по внешнему краю; глаза маленькие; поверхность надкрылий совершенно другая: «ребрышки» не выпуклые или слабо выпуклые и разделяют ленты точек. В довершение к деталям морфологическим, довольно кратко описанным Пиком (Pic), представители родов *Ptilinomorphus* и *Ptilinus*, известные из Бразилии (*P. brasiliensis* Pic,

1901, *P. grouvellei* Pic, 1901, *P. corumbaus* Pic, 1932, *P. magnicollis* Pic, 1932), а также из других частей Южной Америки (например, *P. inaequalithorax* Pic, 1911 из Аргентины) имеют размеры вдвое или почти вдвое меньшие, чем *Ptilinastidius mirabilis*.

В 1976 г. Уайт (White) описал новый род *Ptilinobium* с единственным видом *P. aberrans* sp. n. из Нижней Калифорнии и отнес его к подсемейству Anobiinae (White, 1976). Но Эспаньол по ряду признаков (вооружение голеней, строение генитального аппарата) переместил его в подсемейство Ptiliniinae (Español, Blas, 1991). *Ptilinastidius* сильно отличается от *Ptilinobium*. У последнего усики с булавой из трех члеников, а членики жгутика без отростков, апикальный край переднеспинки с «бахромой» из длинных волосков, поверхность надкрылий без ребрышек, передние, средние, задние тазики соприкасаются, наиболее длинный брюшной стернит – второй (White, 1976). У *Ptilinastidius* членики усика, начиная с 4-го, с отростками, апикальный край переднеспинки гладкий, надкрылья с четкими ребрышками, средние и задние тазики раздвинуты, наиболее длинный брюшной стернит – первый.

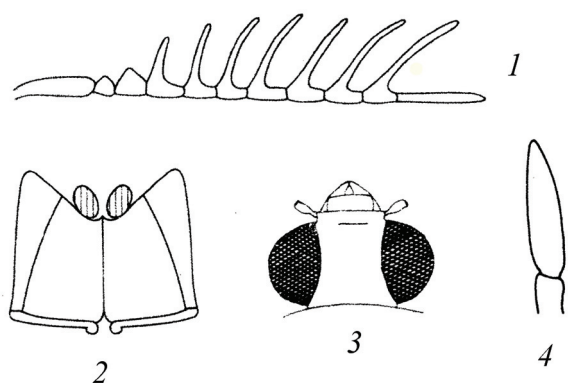


Рис. 2. *Ptilinomorphus*: 1 – усик *P. reductus* Pic (из работы: Español, Viñolas, 1996, Fig. 14); 2 – заднегрудь *P. reductus* (ibid. Fig. 21); 3 – голова *P. tonkineus* Pic (из работы: Español, 1965, Fig. 5); 4 – последний членик челюстного щупика *P. australis* sp.n. (из работы: Español, Blas, 1991, Fig. 5)

P. mirabilis sp. n. (рис. 1)

Г о л о т и п: Brasile, [18]96, Gianelli | Anobiidae, Fleutiaux vid. (MCG).

Внешний вид. Темно-коричневый, в очень плотном, серебристом, блестящем, прилегающем опушении, абсолютно закрывающем поверхность. Усики красноватые, начиная с 4-го членика. Длина тела превышает ширину в 2,7 раза (рис. 1, 1).

Голова. Лоб выпуклый, бугристый. Глаза круглые, выпуклые, расположены друг от друга на расстоянии 1,5 диаметров глаза (рис. 1, 2). Последний членик челюстного щупика ромбовидной формы; его длина примерно в 2,4 раза превышает ширину (рис. 1, 3). Усики: 1-й членик большой, толстый, слабо серповидный, 2-й – маленький, округлый, 3-й треугольный, толстый, довольно крупный, с вогнутым верхним краем; 4-й членик с отростком, который примерно в 1,5 раза длиннее самого членика; 5–7-й членики с длинными отростками, причем отросток 5-го членика в 2,5 раза длиннее самого членика, отростки 6- и 7-го члеников примерно равной длины и каждый в 3 раза длиннее

самого членика (конечные членики утрачены) (рис. 1, 4).

Переднеспинка имеет ширину, в 1,5 раза превышающую длину, передние углы слабо острые, закруглены, задние углы сильно закруглены. Бока не уплощенные и не вздуты. Диск с тонкой средней линией и с треугольным рельефом, подчеркнутым опушением. Базальный край слабо дуговидный.

Щиток маленький, треугольный, с тупой вершиной.

Надкрылья имеют длину, превышающую их ширину в два раза и длину переднеспинки в три раза. Диск с четырьмя ребрышками на каждом надкрылье. На каждом ребрышке серебристое опушение направлено косо с двух сторон к его середине, что создает красивую игру света. Два первых ребрышка (пришовное и следующее, 2-е) почти сливаются в одну широкую ленту. 2-, 3- и 4-е ребрышки сливаются в одно, немного не доходя до вершины. Междурядья в крупных неправильных точках. Бока с двумя ребрышками и двумя точечными латеральными бороздками (рис. 1, 5).

Заднегрудь выпуклая, со срединной бороздкой, ее передний край без вдавлений для средних ног (рис. 1, 6).

Ноги. Средние голени и лапки тонкие. Длина средних лапок составляет меньше половины (0,44) длины голени. Длина 1-го членика средних лапок примерно равна общей длине остальных члеников (рис. 1, 7). (Передние и задние ноги утрачены.)

Длина 10,8 мм, ширина 4,0 мм.

Этимология. Вид получил свое название за красоту (лат. «mirabilis» – очень красивый).

В д и ф ф е р е н ц и а л ь н о м д и а г н о з е повторяются признаки родовых отличий. Сколь угодно похожих видов (хотя бы из других родов) пока встречать не приходилось.

Автор сердечно благодарит А.В. Свиридова (Зоологический музей Московского университета имени М.В. Ломоносова), И.Н. Проворову и Н.Л. Клепикову (Москва) за большую помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Español F.* Notas sobre anóbidos (Coleoptera). XVI. Precisiones sobre el género “*Ptilinus*” Geoffr. y otros elementos afines // EOS, Revista Española de Entomología. 1965. T. 41. Cuadr. 1. P. 45–58.
- Español F., M. Blas.* Contribución al conocimiento de los Anobiidae del Africa Austral (Coleoptera: Bostrychoidea). 6a nota: A propósito de las subfamilias Ernobiinae y Ptilininae // Elytron. 1991. Vol. 5. P. 331–336.
- Español F., A. Viñolas.* Género y especies nuevas de Anobiidae del Africa tropical (Coleoptera) // Miscellánia Zoológica. 1996. T. 19. N 1. P. 75–98.
- Müller O.F.* Fauna insectorum Fridrichsdalina, sive methodica descriptio insectorum agri Fridrichsdalinensis. Hafniae et Lipsiae. 1764. 96 p.
- Pic M.* Description de Coléoptères nouveaux de l’Amérique méridionale // Le Naturaliste (Ser. 2). 1901. T. 23. P. 278.
- Pic M.* Diagnoses préliminaires de 30 Coléoptères exotiques // L’Échange. 1911. T. 27. N 316. P. 122.

Pic M. Nouveautés diverses // Mélanges exotico-entomologiques. 1932. T. 60. P. 1–36.

Toskina I.N. New wood-boring beetles (Coleoptera: Anobiidae) from Paraguay // Russian Entomological Journal. 2000. Vol. 9. N 3. P. 199–240.

White R.E. A new genus and species of Anobiidae from

Brazil (Coleoptera) // Proceedings of the Entomological Society of Washington. 1972. Vol. 74. N 2. P. 185–187.

White R.E. A new genus and four new species of North American Anobiidae with notes // The Coleopterists Bulletin. 1976. Vol. 30. N 4. P. 337–342.

Поступила в редакцию / Received 16.03.2017
Принята к публикации / Accepted 31.05.2017

**PTILINASTIDIUS MIRABILIS GEN. N., SP. N. – NEW GENUS
AND SPECIES OF WOOD-BORERS FROM BRAZIL
(COLEOPTERA: PTINIDAE: PTILININAE)**

I.N. Toskina¹

Ptilinastidius gen. nov. (Fig. 1).

General view. Beetle large. Body slightly narrowed to apex. Pubescence very dense, appressed, nitidous (Fig. 1, 1). **Head.** Frons convex. Clypeus transverse, straight. Labrum bilobate. Eyes round, convex, without notches (Fig. 1, 2). Last segment of maxillary palpi is rhomboid (Fig. 1, 3). Antennae pectinate from the 4th segment; 1st segment is thick, slightly falciform; the 2nd one is very small, globose, transverse; 3rd segment is triangular, with concave apical margin (Fig. 1, 4). (8–11th (?) segments are lost). **Pronotum** with full side margin, transverse, convex, without gibbousness (Fig. 1, 5). Pronotal basal margin is as wide as elytral shoulders' width. Disc with thin median line and triangular relief outlined by pubescence. Lateral margins not flattened. Basal margin is slightly arcuate. Sides convex, and pronotum narrows forward in a semicircle (Fig. 1, 1). **Scutellum** small, triangular. **Elytra:** shoulders well developed. Disc with four costae; 2nd, 3rd, and 4th costae merged in one, not reaching a little the apex. Sides with two lateral grooves and two lateral costae. Interstriae with large irregular punctures. Lateral margin without notch for the hind legs. **Prosternum** is very short, fore coxae approximated. Middle coxae a little separated. **Metasternum** convex, with median groove; meso- and metasternum united by thin carina (Fig. 1, 6). Anterior margin of metasternum without impressions for middle coxae. Epimera broaden forward. Hind coxae separated. **Legs.** Femora long. Middle tibiae and tarsi thin. Tarsi much more shorter than tibiae. First tarsus segment is very long (Fig. 1, 7). **Abdomen.** 1st sternite without impressions for hind legs and is the longest; 2nd sternite is a little shorter, then in decreasing order: 5th, 3rd, 4th sternites. First suture is single, slightly curved backward. The other sutures are straight and doubled.

We placed the new genus in the subfamily Ptilininae. *Ptilinastidius* slightly resembles the genus *Phanerochila* Fleutiaux, 1896: body narrows to apex, pronotum and elytra with costae, abdominal sternites of the same length and similar sutures. The new genus differs from *Ptilinus* Müller, 1764 and *Ptilinomorphus* Español, 1965 by narrowing body (body of cylindrical shape in the named genera); by the absence of teeth on pronotum (surface with teeth on pronotum in the named genera); eyes of average size (enormous eyes in *Ptilinomorphus*); by rhomboid maxillary palpus (fusiform maxillary palpus in *Ptilinomorphus* (Fig. 2, 4)); elytral surface with costae (elytral surface without costae in the named genera). Species of the genera *Ptilinomorphus* and *Ptilinus* are about twice as small as *Ptilinastidius mirabilis*.

Ptilinastidius strongly differs from the genus *Ptilinobium* White, 1976 by antennae (4–7th segments with rami in *Ptilinastidius* and without rami in *Ptilinobium*), pronotum (apical margin with group of long hairs in *Ptilinobium* whereas pronotal apical margin smooth in *Ptilinastidius*), elytra (elytral surface striate, without costae in *Ptilinobium*), abdomen (2nd sternite is the longest in *Ptilinobium* whereas 1st sternite is the longest in *Ptilinastidius*), members of each pair of middle and hind coxae are separated in *Ptilinastidius* whereas these members are touching in *Ptilinobium*.

¹ Toskina Irina Nikolaevna (nina_11235813@mail.ru).

***P. mirabilis* sp. n.**

Beetle very dark brown; pubescence very dense, appressed, silvery, nitidous, absolutely covering the surface. Antennae reddish from the 4th segment. Body 2.7 times as long as wide (Fig. 1, 1). Frons convex, grumose. Eyes bulging, round, separated by 1.5 diameters of an eye (Fig. 1, 2). Last segment of maxillary palpus is rhomboid, 2.4 times as long as wide (Fig. 1, 3). Antennae: 1st segment large, thick, slightly falciform; the 2nd one is small, globose; 3rd segment triangular, rather large, with concave apical margin; 4th to 7th segments with rami. Ramus of 4th segment about 1.5 times as long as the segment itself, ramus of the 5th segment 2.5 times as long as the segment; rami of 6th and 7th segments 3 times as long as their segments (Fig. 1, 4). (Last segments are lost.) Pronotum 1.5 times as wide as long. Anterior angles slightly acute, rounded, posterior ones strongly rounded. Sides not flattened and not bulging (Fig. 1, 5). Disc with thin middle line and with triangular relief. Scutellum small, triangular, with obtuse top. Elytra twice as long as wide and three times as long as pronotum. Disc with four costae; every costa covered with silvery pubescence, which is directed obliquely to the middle of the costa. The first and second costae almost merged into the broad costa. Sides with two costae and two lateral punctured striae. Interstriae with large irregular punctures. Metasternum convex, with median groove; its anterior margin without impressions for the middle legs (Fig. 1, 6). Legs. Middle tarsi smaller than half of the tibia length (tarsus is 0.44 times as long as tibia). 1st tarsimere about as long as 2nd to 5th tarsimeres together (Fig. 1, 7). (Fore and hind legs are lost.) Length 10.8 mm, width 4.0 mm.

Key words: *Ptilinastidius mirabilis*, Ptiliniinae, Ptinidae, Coleoptera, new genus, new species, Brazil.

УДК 574.583

ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ МЕЛКОВОДЬЯ СЕВЕРНОГО БАЙКАЛА ВО ВРЕМЯ ЦВЕТЕНИЯ ВОДЫ ИЗ-ЗА ОБИЛИЯ ЗЕЛЕННЫХ НИТЧАТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ *SPIROGYRA* SPP. (CHLOROPHYTA, ZYGNEMATOPHYCEAE) В 2013–2014 ГГ.

Н.Г. Шевелева¹, О.А. Тимошкин², Е.А. Мишарина³

Дана оценка сезонных изменений видовой структуры и количественных показателей зоопланктонного сообщества мелководья Северного Байкала в условиях обильного развития *Spirogyra* spp. Цветение воды из-за обилия спирогиры в прибрежной зоне юго-западнее г. Северобайкальск (отбор проб проводился у пос. Заречный и в бухте Сеногда) обнаружено поздним летом и осенью 2013 г., а также поздней весной 2014 г. Образование огромного количества детрита, на 95% представленного нитчатыми водорослями, негативно повлияло на состояние сообщества зоопланктона. Это выразилось в полном отсутствии фауны планктона на расстоянии до 10 м от уреза, сокращении численности зоопланктона и гибели (до 60%) ракообразных на расстоянии 20–350 м от уреза; перестройке структуры планктонного сообщества – выпадении коловраток. Быстрому восстановлению сообщества беспозвоночной фауны планктона предшествовали как абиотические, так и биотические факторы. К первым относятся сильные осенние шторма, перемешивание воды в литорали, локальные течения, способствующие привнесению чистых байкальских вод с типичными зоопланктерами. Ко вторым – обитание в планктоне круглогодичных видов ракообразных и коловраток, дающих потомство за короткий срок жизни, и их горизонтальные миграции.

Ключевые слова: Северный Байкал, мелководная зона, цветение воды, обилие спирогиры, структура зоопланктона.

Одним из наиболее известных антропогенных факторов, влияющих на состояние оз. Байкал, считается влияние сточных вод целлюлозно-бумажного комбината БЦБК. Этот вопрос достаточно хорошо изучен на примере планктонного сообщества. Исследованы состав и состояние зоопланктона, динамика его структуры и структура популяции доминирующих видов (эпишуры и циклопа), а также смертность зоопланктона в зависимости от влияния стоков БЦБК в южной котловине Байкала (Помазкова, 1974; Помазкова, Кожова, 1976; Помазкова и др., 1982; Кожова, 1991; Кожова, Бейм, 1993). Однако зависимость смертности байкальского зоопланктона от присутствия детрита растительного происхождения в водной толще специально не изучали.

В литературе имеются спорадические данные по негативному влиянию взвесей на зоопланктон оз. Байкал и других водоемов. Так, по данным

Г.Ф. Мазеповой и Э.Л. Афанасьевой (1971), на мелководном участке Селенги отмечали резкое снижение численности эпишуры. Одна из важных причин этого явления – большое количество твердых взвешенных частиц, приносимых речной водой. На оз. Белое повышенная естественная мутность водоема вызвала перестройку сообществ зоопланктона: вначале из состава зоопланктона выпали тонкие фильтраторы, потом исчезли диаптомиды, в планктоне остались только циклопы (Ривьер, Курдин, 1982).

На северной оконечности оз. Байкал, начиная с 2013 г., нами регистрируется регулярное развитие зеленых нитчатых водорослей рода *Spirogyra* (Тимошкин и др., 2014). Наибольшее цветение воды наблюдается в период с июля по октябрь. При этом образуются гигантские скопления водорослей, выброшенных на берег. Концентрация спирогиры в узкой прибрежной зоне была в основном очень высокой.

¹ Шевелева Наталья Георгиевна – ст. науч. сотр. Лимнологического института СО РАН, канд. биол. наук (shevn@lin.irk.ru);

² Тимошкин Олег Анатольевич – зав. лаб. биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, докт. биол. наук (tim@lin.irk.ru); ³ Мишарина Евгения Александровна – доцент кафедры гидробиологии и зоологии беспозвоночных Иркутского государственного университета, канд. биол. наук (solevgeniya@yandex.ru).

Основная цель данной статьи – попытка впервые оценить влияние массового развития спирогиры на количественные и качественные характеристики мелководных сообществ зоопланктона Северного Байкала. Нами изучены видовой состав, структура зоопланктона, а также его пространственно-временная изменчивость и смертность разных представителей зоопланктона, развивавшегося в условиях массового развития спирогиры.

Материал и методика исследований

В работе использованы пробы по зоопланктону, собранные на трех профилях литорали Северной котловины Байкала. Профили располагались перпендикулярно к берегу. Точки отбора проб на каждом профиле находились на одинаковом расстоянии от уреза воды: 10, 20, 50, 150 и 350 м (точки 1–5). Был также проведен отбор проб зоопланктона в контрольных точках открытого озера, расположенных в 1–2 км от берега, над глубиной 3, 5, 10 и 250 м.

Зоопланктон на профиле I (пос. Заречный 3,7 км от устья р. Тья) был собран 23 сентября 2013 г. (точки 1–3, 5). Район прибрежной зоны с густой массой водорослевого детрита от поверхности до дна в виде сплошной полосы шириной 3–5 м простирался вдоль побережья на расстояние около 1 км. Повторный отбор проб на профиле I был проведен 16 октября 2013 г. (точки 2, 3, 5) и 29 мая 2014 г. (точки 1–5). В октябре после штормов, когда огромная масса гниющих водорослей была выброшена на берег, пятно с детритом уменьшилось в размере и составляло не более 0,5 м в ширину. Весной 2014 г. (29 мая) уровень озера был, как обычно, существенно ниже осеннего, валы гниющих водорослей располагались в 15–20 м от уреза. Вода в этот период была условно «чистая», прозрачная. На профиле II, расположенном в 6 км западнее устья р. Тья, т.е. на расстоянии 2,3 км от профиля I, вода на урезе и на глубине озера также была условно «чистой». На этом профиле пробы были взяты только 16 октября 2013 г. (точки 2, 3, 5). Профиль III (бухта Сеногда) расположен примерно в 9,5 км юго-западнее устья р. Тья; 16 октября 2013 г. (исследованы точки 1–3, 5) в эту бухту из-за штормов сместилось пятно из детрита отмершей спирогиры. Пятно простиралось в глубь губы на 5–7 м, протяженность пятна вдоль берега превышала 1 км. 29 мая 2014 г. вода на этом участке также была условно «чистая» (исследованы точки 1–5). Пробы зоопланктона в точках, где глубина была менее 2 м, отбирали сетью Апштейна, глубже –

сетью Джеди с диаметром входного отверстия 36 см, с конусом из сита с размером ячеек 76 мкм. После отбора все пробы просматривали под биноклем для учета живых и мертвых организмов. К мертвым относили и травмированных особей. Так, в группе веслоногих ракообразных к мертвым относили организмы, имеющие деформированные наружные покровы, через которые просачивалось содержимое рачков, или нарушенную внутреннюю структуру. У ветвистоусых ракообразных мертвыми считались особи с раскрытыми створками раковины и разложившимся кишечником. Коловратки считались мертвыми, если в панцире отсутствовало содержимое. Затем пробу фиксировали 40%-м формалином. Одновременно с отбором проб измеряли температуру воды и прозрачность. Всего за период исследования собрано и обработано 35 количественных проб зоопланктона.

Результаты исследований и их обсуждение

В период наших исследований (сентябрь–октябрь 2013 г., май 2014 г.) зоопланктон северной котловины Байкала был довольно разнообразным (таблица). Основу численности и биомассы как в литорали, так и в открытой части озера составляли разновозрастные стадии *E. baicalensis*, *C. kolensis*, а субдоминантами выступали три вида круглогодичных коловраток (*K. quadrata*, *K. longispina*, *F. terminalis*). Подобный комплекс зоопланктона с доминированием эпишуры и циклопа в этот период в северной котловине отмечался исследователями в 1960–1980 гг. прошлого столетия (Яснитский, 1934; Афанасьева, 1983; Помазкова, Пенькова, 1982).

В сентябре на профиле I в точке 1 (10 м от берега) при прозрачности 20 см в воде присутствовал детрит черного цвета. Представители ракообразных и коловраток полностью отсутствовали. В 20 м от берега (точка 2) зоопланктон состоял только из ракообразных (три вида циклопов, столько же ветвистоусых и эпишура) (таблица). Численность определял *C. kolensis* (74%), популяция представлена всеми возрастными группами, при доминировании старших науплиусов и младших копеподитных стадий. Доля *E. baicalensis* в сообществе составляла не более 18%. Большую часть погибших рачков составляли циклопы (42%), мертвой эпишуры было в 2 раза меньше (рис. 1, А). В составе фауны ветвистоусых ракообразных отмечены эвритопные организмы (хидорус и босмина) и бентосная *D. rostrata*, при относительно большей плотности (7%) последнего

Вид	Профиль I 23.09.2013					Профиль I 16.10.2013					Профиль II 16.10.2013					Профиль III 16.10.2013					Профиль I 29.05.2014					Профиль III 29.05.2014									
	1	2	3	5		1	2	3	5		1	2	3	5		1	2	3	5		1	2	3	5		1	2	3	4	5					
<i>Euchlanis ligulata</i> Kutikova et Vassiljeva, 1982*	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	-	-	-	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Collotheca mutabilis</i> (Hudson, 1885)	-	-	-	+		-	+	-	-		-	+	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Conochilus unicornis</i> Rousset, 1892	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	-	-	-	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	-	-	-	-		-	+	+	-		-	+	+	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Keratella quadrata</i> (Muller, 1786)	-	-	-	+		-	+	+	+		-	+	+	+		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Notholca lamellifera</i> Vassiljeva et Kutikova, 1969*	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Notholca labis</i> Gosse, 1887	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Notholca intermedia</i> Voronkov, 1917	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Notholca grandis</i> Voronkov, 1917*	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Notholca jasnitiskii</i> Tikhomirov, 1929*	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	-	-	-	-		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+	
<i>Synchaeta grandis</i> Zacharias, 1893	-	-	-	-		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+		-	-	+	+	
<i>Synchaeta pachypoda</i> Jaschnov, 1922*	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
<i>Synchaeta tremula</i> (Muller, 1786)	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	
Всего видов	0	7	11	10	10	10	10	10	8	8	6	6	11	9	0	4	4	6	10	10	9	9	8	10	15	7	9	8	11	14					

Примечание: *эндемики Байкала; полужирным шрифтом выделены номера точек отбора (точки 1, 2, 3, 4 и 5 расположены на расстоянии соответственно 10, 20, 50, 150 и 350 м от уреза воды).

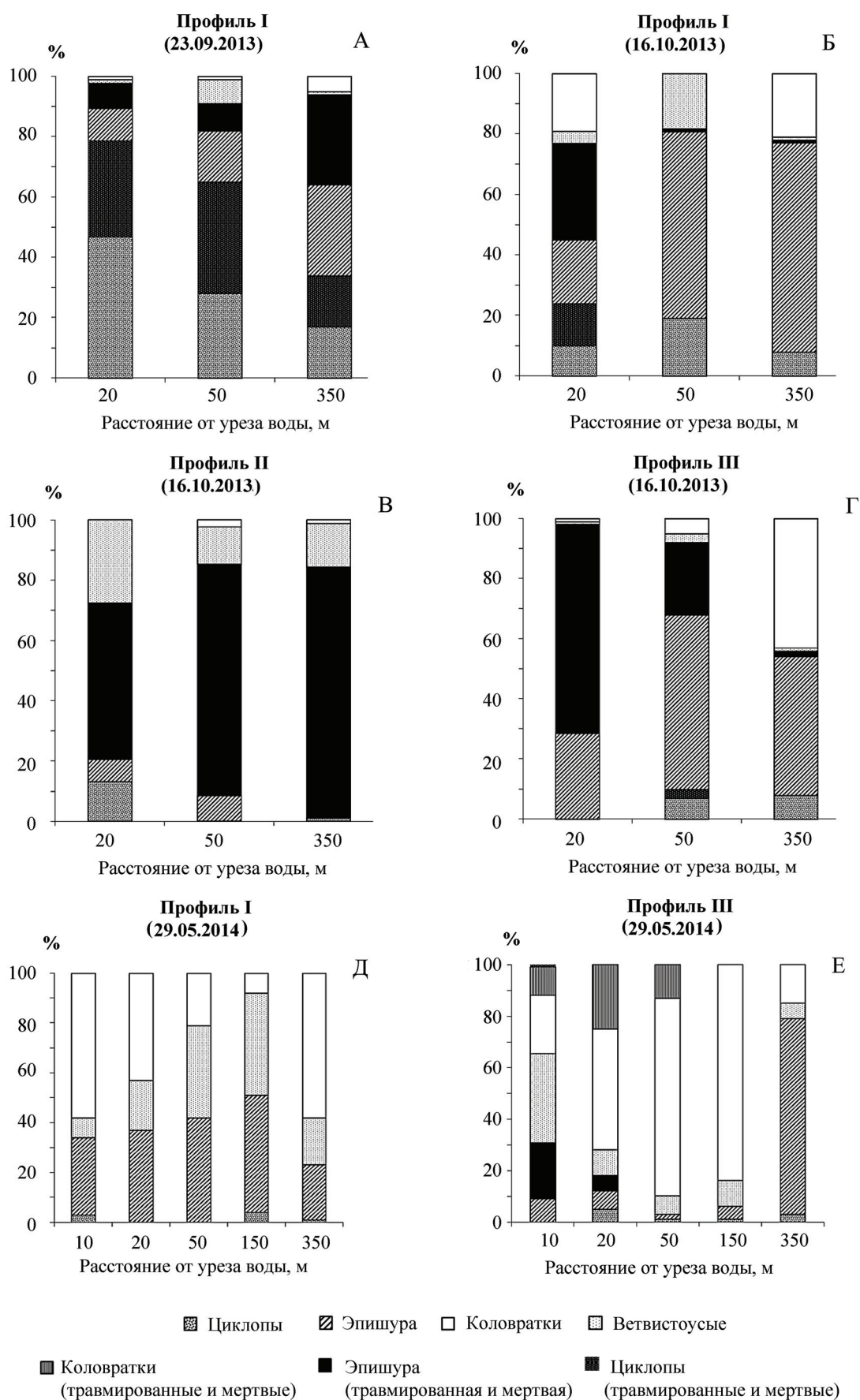


Рис. 1. Соотношение основных таксономических групп (% от общей численности) зоопланктона на профилях I–III (I – пос. Заречный, 3,7 км от устья р. Тья; II – 6 км западнее устья р. Тья; III – бухта Сеногда, 9,5 км от устья р. Тья). Отбор проб 23.09.2013, 16.10.2013 и 25.05.2014

вида. В точке **3** (50 м от уреза) над глубиной 2 м видовой состав зоопланктона увеличился за счет циклопов (5 видов), из них 2 эндемичных вида (таблица). Структура зоопланктона не изменилась: основу также составляли циклопы (59%), а на долю эпишуры приходилось 33%. Мертвые рачки составляли 37 и 30% соответственно (рис. 1, А). Состав ветвистоусых ракообразных оставался прежним. В планктоне отмечена коловратка *S. grandis*, ее численность была ничтожна (менее 1%). В точке **5** (350 м от уреза) над глубиной 5 м в структуре зоопланктона отмечены изменения (рис. 1, А): эпишура лидировала по численности (60%), на втором месте были циклопы (34%). Процент мертвых особей среди ракообразных был высоким. В сообществе зоопланктона появились коловратки, их плотность составляла 5%, среди них доминировала *K. quadrata*. Численность и разнообразие ветвистоусых ракообразных были ничтожными (рис. 1, А).

Таким образом, исследование показало, что большое содержание в воде детрита растительного происхождения вызывает глубокие изменения в структуре зоопланктона. Возможно, в слое под детритом кислород был в минимальном количестве, большая его часть была потреблена детритом. Известно, что циклопы более устойчивы к любому антропогенному воздействию (Иванова, 1976; Ривьер, 1990 и др.). Поэтому в толще воды на расстоянии от уреза 20–50 м (точки **2–3**) структуру зоопланктона определяла популяция циклопа, ветвистоусые представлены эвритопными и бентосными организмами. Более требовательные к кислороду коловратки отсутствовали. На расстоянии 10 м от берега при прозрачности 20 см зоопланктон отсутствовал вовсе. Гибель ракообразных связана в основном с травмированием хитинового покрова. Смертность у циклопа и эпишуры отмечалась вплоть до расстояния 350 м от уреза и выражалась в равных пропорциях.

Вторая съемка по зоопланктону была выполнена на этом же профиле спустя 23 дня (16 октября). В результате сильных штормов полоса детрита из отмершей спирогиры в воде в литоральной зоне и формирование береговых скоплений детрита уменьшились (протяженность полосы составила менее 1 м). Во всех точках исследования (2, 3, 5 – 20, 50 и 350 м от уреза), основу численности (от 53 до 70%) зоопланктона составляла эпишура (рис. 1, Б). Уменьшилось также относительное число мертвых рачков в столбе воды. Травмированные и мертвые циклопы (14%) и эпишура (32%) отмечены в точке, расположенной в 20 м от берега (рис. 1, Б). Травмированные

особи эпишуры (не более 1%) встречались даже на расстоянии 350 м от уреза на глубине озера. Необходимо отметить присутствие коловраток во всех точках озера, их абсолютное и относительное количество по сравнению с предыдущим сроком отбора увеличилось. Они составляли от 19 до 21% численности сообщества зоопланктона (рис. 1, Б). В точках 20 и 50 м доминировала хищная коловратка *S. grandis*. По мнению И.К. Ривьер (2012), коловратки рода *Synchaeta* по типу питания могут быть отнесены к детритно-бактериальной петле. Над глубиной 5 м (станция 350 м от уреза) преобладал, обычный вид мелководий Байкала – *K. quadrata*, относящийся к тонким фильтраторам, его массовое развитие продолжается обычно до осени (Гайгалас, 1957). Полученные нами результаты по видовому составу (наличие в планктоне циклопа, эпишуры, босмины, дафний, хидоруса, круглогодичных коловраток (3–4 вида), характерных для осеннего сезона) и структуре (доминирование по численности в литоральной зоне эпишуры) сравнимы с данными 1961–1979 гг. (Афанасьева, 1983).

Наши исследования показали, что после массовой вспышки развития спирогиры в осенний период зоопланктон через 23 дня восстановил свою структуру и разнообразие. Этому процессу, на наш взгляд, благоприятствовали ветровое перемешивание и шторма, выброс детрита на берег, понижение температуры воды (7–5 °С) и воздуха, т.е. возвращение условий среды, типичных для прибрежных вод открытого озера.

В этот же день (16 октября) была выполнена съемка по исследованию зоопланктона на условно чистом месте в 4 км западнее предыдущего профиля I в точках в 20, 50 и 350 м от уреза воды. В точках **2** и **3** профиля II прозрачность была до дна (3 м). В пробах с фауной ракообразных и коловраток отмечен детрит отмершей спирогиры черного цвета, наличие которого не учитывается при измерении прозрачности с помощью диска Секки. Поэтому при большем разнообразии коловраток (9 видов) (таблица) и доминировании эпишуры (73–87%) в сообществе зоопланктона во всех точках отмечены мертвые особи последней, но при этом процент гибели рачков уменьшается от берега к открытой пелагиали (рис. 1, В). Только в двух точках (20 и 50 м), были обнаружены мертвые особи циклопа (до 7%) (рис. 1, В). В точке **3** (50 м от берега) состав зоопланктона оказался наиболее разнообразным за счет коловраток. Только здесь отмечены эндемики *E. ligulata* и *N. lamellifera*. По численности коловратки в

структуре зоопланктона составляли от 2 до 18%, их плотность увеличивается от точки 2 к точке 5. Так же изменяется относительная роль коловраток в сообществе. Если в точке 3 (глубина 3 м) преобладала хищная *S. grandis* (4 тыс. экз./м³), то в точке 5 (глубина 5 м) лидировали тонкие фильтраторы *K. quadrata* (9 тыс. экз./м³), *F. terminalis* (5,4 тыс. экз./м³). Плотность *S. grandis* оставалась на прежнем уровне (3,6 тыс. экз./м³).

Очень концентрированное пятно с растительным детритом обнаружено нами в 6 км западнее пос. Заречный в бухте Сеногда (профиль III). Исследования показали, что в 10 м от уреза воды, как и у пос. Заречный (23 сентября), при относительно большой площади пятна из спирогиры, зоопланктон отсутствовал. В точках 2, 3 и 5 (20, 50 и 350 м от уреза) структура зоопланктона состояла из эпишуры, при абсолютном ее лидировании по численности (рис. 1, Г), на долю циклопа приходилось от 1 до 10%. Относительная плотность мертвых ракообразных уменьшалась с продвижением в глубь озера. Так, содержание погибших особей эпишуры составляло 73, 24 и 2%, а циклопа – 25, 3 и 0% соответственно. В планктоне отмечены ветвистоусые ракообразные и коловратки. Если в 20 м от берега это были единичные особи *C. sphaericus* и *S. grandis*, то в следующей точке разнообразие видов этих групп увеличилось (таблица), а в точке 5 были обнаружены семь видов коловраток (42% от численности зоопланктона) (рис. 1, Г). В планктоне из коловраток доминировали круглогодичные байкальские виды *K. quadrata* (0,7 тыс. экз./м³), *F. terminalis* (0,6 тыс. экз./м³), *K. longispina* (0,4 тыс. экз./м³).

В 2014 г. исследования на створе пос. Заречный и в бухте Сеногда проводили в поздневесенний период (конец мая), когда спирогира еще не успела развиться. Зоопланктон был обилён качественно, но беден количественно (таблица, рис. 2). Больше разнообразие отмечено в группе коловраток (11–12 видов), где на долю эндемиков приходится 50%. В группе ракообразных, кроме эпишуры, отмечены круглогодичные эндемики: *A. profundus*, *K. gaewskajae*, *K. baicalensis* (таблица). Необходимо отметить, что при равном числе видов у пос. Заречный и в бухте Сеногда, в последней эндемики были представлены большим числом: 7 и 10 видов соответственно. На профилях у пос. Заречный и в бухте Сеногда зоопланктон представлен всеми группами (рис. 1, Д, Е). Подчеркнем особо, что плотность планктонного *C. kolensis* в бухте Сеногда и в открытой части Байкала (пос. Заречный) во всех точках ничтожна. Как показали предыдущие

исследования (Мазепова, 1978; Шевелева и др., 2009), интенсивное размножение у *C. kolensis* наблюдается в июле–августе. Основу зоопланктонного сообщества на профиле I у пос. Заречный составляла *E. baicalensis* (рис. 1, Д). В точках 1, 2 и 5 ниже уреза по численности доминировали коловратки весеннего комплекса *N. lamellifera* и *S. tremula* (0,5 и 2,38 тыс. экз./м³ соответственно). Также во всех точках отмечен *C. sphaericus*, большое количество которого приходилось на глубины 1–2 м (рис. 1, Д). В бухте Сеногда (профиль III) в трех точках, кроме точек 1 (10 м) и 5 – самой отдаленной от берега (350 м), основу структуры зоопланктона составляли коловратки (рис. 1, Е). Во всех точках обитала эпишура, только в двух точках (10 и 20 м от уреза) присутствовали мертвые и травмированные особи эпишуры (20 и 10% соответственно). В точке 350 м от берега доминировала эпишура (80%), остальные 20% в равных долях приходились на коловраток, циклопов и ветвистоусых (рис. 1, Е). Из ветвистоусых здесь абсолютное доминирование также принадлежало эвритопному *C. sphaericus*.

Динамика численности зоопланктона во времени и пространстве показана на рис. 2. Наименьшие значения плотности и разнообразия зоопланктона отмечены в точке 1 (10 м ниже уреза), иногда зоопланктон здесь и вовсе отсутствовал. В местах скопления детрита наибольшие плотности зоопланктона приходятся на точки 20 и 50 м от уреза (рис. 2), главным образом, за счет коловраток и *C. sphaericus*. Максимальная численность зоопланктона (в основном за счет обильного развития эпишуры) отмечена в точке 350 м от уреза на профиле II, где детрит из спирогиры отсутствовал (рис. 2). В точке в 10 м от уреза воды отмечен зоопланктон на профилях условно чистых от детрита, при плотности от 2 до 7 тыс. экз./м³ (рис. 2). Наибольшие значения численности зоопланктона в мае на профилях у пос. Заречный (I) и в бухте Сеногда (III) отмечены в точке, находящейся в 150 м от уреза: в первом случае – за счет обильного развития эпишуры и *C. sphaericus*, во втором случае – за счет эндемичных коловраток рода *Notholca* (рис. 1, 2).

Заключение

Таким образом, нарушение среды обитания, обусловленное содержанием большого количества детрита растительного происхождения, сказалось на деградации сообщества зоопланктона. Это выразилось в полном отсутствии зоопланктона в точках в 10 м от уреза, сокращении плотно-

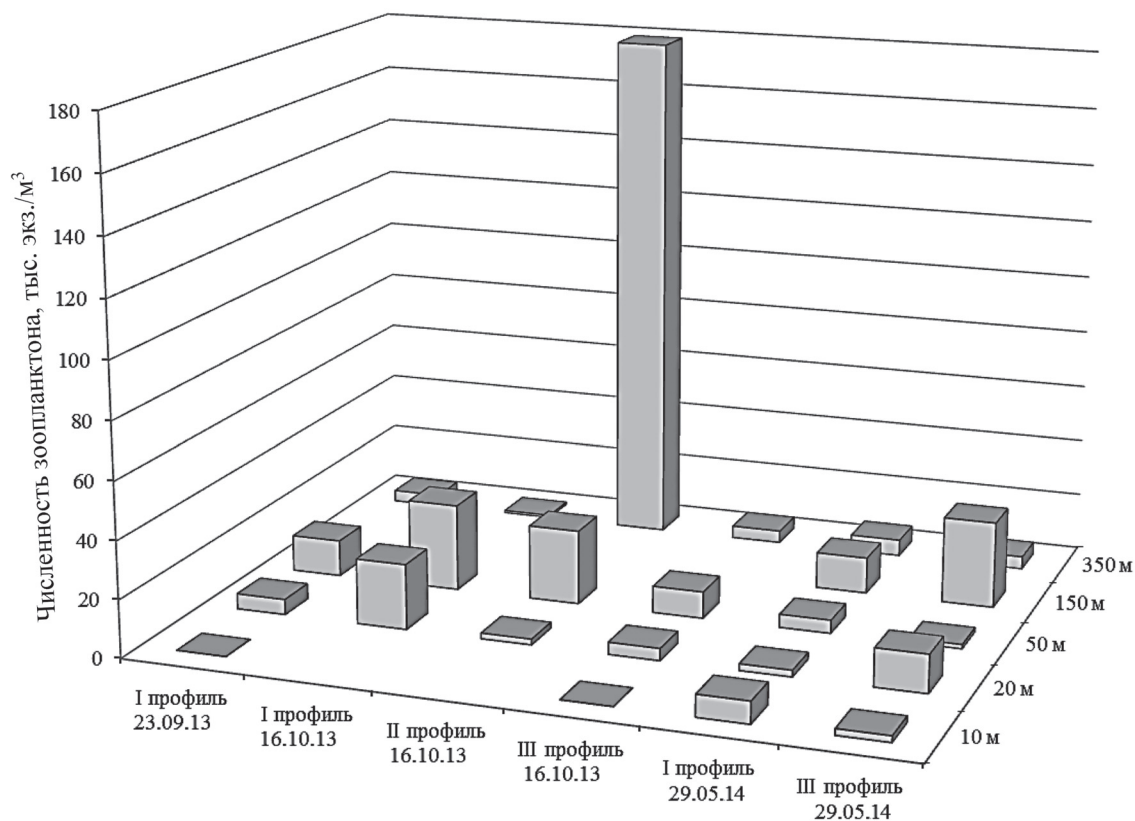


Рис. 2. Количественное распределение численности зоопланктона на профилях I–III (I – пос. Заречный, 3,7 км от устья р. Тья; II – 6 км западнее устья р. Тья; III – бухта Сеногда, 9,5 км от устья р. Тья). Отбор проб 23.09.2013, 16.10.2013 и 25.05.2014

сти зоопланктона, перестройке структуры планктонного сообщества – доминировании циклопа и полном отсутствии фильтраторов из ветвистых и некоторых коловраток.

Отмечена гибель ракообразных и панцирных коловраток за счет механического действия – у ракообразных повреждается тонкий хитиновый покров. При этом в большей степени страдают науплиальные стадии копепод и младшие копеподитные стадии эпишуры. У копеподитных стадий циклопа гибель связана с деформацией каудальных ветвей и поломкой щетинок на них. Детрит, с одной стороны, действует как механический барьер для проникновения кислорода из атмосферы, а с другой стороны, поглощает кислород из воды, при этом коловратки, как наиболее требовательные к кислороду организмы, исчезают из планктона.

Как показали наши исследования (сентябрь–октябрь 2013 г. и май 2014 г.), сообщество зоопланктона быстро восстановилось. Этому способствовали абиотические факторы – осенние шторма, перемешивание воды в литоральной зоне и локальные течения. Биотические факторы также играли важную роль, поскольку большая часть сообщества зоопланктона была представлена круглогодичными организмами, дающими потомство за короткий срок жизни (коловратки, ветвистые). Определенное значение в восстановлении структуры зоопланктона имели также горизонтальные миграции беспозвоночных животных.

Авторы выражают искреннюю благодарность ст. науч. сотр., канд. биол. наук В.В. Мальнику и аспиранту И. Зайдыкову за помощь при отборе проб.

Исследования поддержаны проектом «Современное состояние, биоразнообразие и экология прибрежной зоны Байкал» (VI.51.1.10) (2013–2016 гг.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Афанасьева Э.Л.* Зоопланктон // Лимнология Северного Байкала. Новосибирск, 1983. С. 93–103 [*Afanasyeva E.L.* Zooplankton // Limnologiya Severnogo Bajkala. Novosibirsk, 1983. S. 93–103].
- Гайгалас К.С.* К познанию фауны коловраток озера Байкал // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1958. Т. XVII. Вып. 1–4. С. 103–143 [*Gaigalas K.S.* K poznaniyu fauny kolovratok ozera Bajkal // Izv. BGNII pri IGU. 1958. T. XVII. Vyp. 1–4. S. 103–143].
- Кожов М.М.* Биология озера Байкал. М., 1962. 314 с. [*Kozhov M.M.* Biologiya ozera Bajkal. M., 1962. 314 s.].
- Кожова О.М.* Проблемы мониторинга зоопланктона // Мониторинг состояния озера Байкал. Л., 1991. С. 209–222 [*Kozhova O.M.* Problemy monitoringa zooplanktona // Monitoring sostoyaniya ozera Bajkal. L., 1991. S. 209–222].
- Кожова О.М., Бейм Б.П.* Экологический мониторинг Байкала. М., 1993. 350 с. [*Kozhova O.M., Beim B.P.* Ekologicheskij monitoring Bajkala. M., 1993. 350 s.].
- Иванова М.Б.* Опыт оценки участия планктонных животных в процессах самоочищения воды (на примере зоопланктона прибрежных участков р. Ижора) // Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976. С. 36–43 [*Ivanova M.B.* Opyt otsenki uchastiya planktonnykh zhiivotnykh v protsessakh samoochishcheniya vody (na primere zooplanktona pribrezhnykh uchastkov r. Izhora) // Gidrobiologicheskie osnovy samoochishcheniya vod. L., 1976. S. 36–43].
- Мазенова Г.Ф.* Циклопы озера Байкал. Новосибирск, 1978. 144 с. [*Mazepova G.F.* Tsiklopy ozera Bajkal. Novosibirsk, 1978. 144 s.].
- Мазенова Г.Ф., Афанасьева Э.Л.* Зоопланктон Селенгинского мелководья и открытых участков южного Байкала // Лимнология придельтовых пространств Байкала (Селенгинский район). Л., 1971. С. 223–259 [*Mazepova G.F., Afanasyeva E.L.* Zooplankton Selenginskogo melkovod'ya i otkrytykh uchastkov yuzhnogo Bajkala // Limnologiya pridelt'ovykh prostranstv Bajkala (Selenginskij rajon). L., 1971. S. 223–259].
- Помазкова Г.И.* Зоопланктон в районе сброса промстоков Байкальского целлюлозного завода и у Танхоя // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С. 192–206 [*Pomazkova G.I.* Zooplankton v rajone sbrosa promstokov Bajkal'skogo tsellyuloznogo zavoda i u Tankhoya // Produktivnost' Bajkala i antropogennye izmeneniya ego prirody. Irkutsk, 1974. S. 192–206].
- Помазкова Г.И., Кожова О.М.* Зооценозы искусственных бассейнов очистной системы Байкальского целлюлозного завода // Гидробиол. журн. 1976. Т. 12. № 6. С. 46–52 [*Pomazkova G.I., Kozhova O.M.* Zootsenozy iskusstvennykh bassejnov ochistnoj sistemy Bajkal'skogo tsellyuloznogo zavoda // Gidrobiol. zhurn. 1976. T. 12. № 6. S. 46–52].
- Помазкова Г.И., Коноплева Г.Д., Кожова О.М.* Зоопланктон // Состояние сообществ Южного Байкала. Иркутск, 1982. С. 28–39 [*Pomazkova G.I., Konopleva G.D., Kozhova O.M.* Zooplankton // Sostoyanie soobshchestv Yuzhnogo Bajkala. Irkutsk, 1982. S. 28–39].
- Помазкова Г.И., Пенькова О.Г.* Зоопланктон Северного Байкала по многолетним данным // Проблемы экологии Прибайкалья. Тез. докл. к Всесоюз. науч. конф. Ч. 3. Иркутск, 1982. С. 21–22 [*Pomazkova G.I., Pen'kova O.G.* Zooplankton Severnogo Bajkala po mnogoletnim dannym // Problemy ekologii Pribaikal'ya. Tез. dokl. k Vsesoyuz. nauch. konf. Ch. 3. Irkutsk, 1982. S. 21–22].
- Ривьер И.К.* Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 42–58 [*Riv'er I.K.* Vliyanie stokov g. Cherepovtsa na zooplankton Sheksninskogo plesa // Vliyanie stokov Cherepovetskogo promyshlennogo uzla na ekologicheskoe sostoyanie Rybinskogo vodokhranilishcha. Rybinsk, 1990. S. 42–58].
- Ривьер И.К.* Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск, 2012. 380 с. [*Riv'er I.K.* Kholodnovodnyj zooplankton ozer bassejna Verkhnej Volgi. Izhevsk, 2012. 380 s.].
- Ривьер И.К., Курдин В.П.* О зоопланктоне некоторых мутных водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. С. 104–111 [*Riv'er I.K., Kurdin V.P.* O zooplanktone nekotorykh mutnykh vodoemov Volgo-Baltijskoj i Severo-Dvinskoj vodnykh sistem // Ekologicheskie issledovaniya vodoemov Volgo-Baltijskoj i Severo-Dvinskoj vodnykh sistem. L., 1982. S. 104–111].
- Тимошкин О.А., Бондаренко Н.А., Волкова Е.А., Томберг И.В., Вишняков В.С., Мальник В.В.* Массовое развитие зеленых нитчатых водорослей родов *Spirogira* Link и *Stigeoclonium* Kutz (Chlorophyta) в прибрежной зоне Южного Байкала // Гидробиол. журн. 2014. Т. 50. № 5. С. 15–26 [*Timoshkin O.A., Bondarenko N.A., Volkova E.A., Tomberg I.V., Vishnyakov V.S., Mal'nik V.V.* Massovoe razvitie zelenykh nitchatyykh vodoroslej rodov *Spirogira* Link i *Stigeoclonium* Kutz (Chlorophyta) v pribrezhnoj zone Yuzhnogo Bajkala // Gidrobiol. zhurn. 2014. T. 50. № 5. S. 15–26].
- Чуйков Ю.С.* Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). Тольятти, 2000. 195 с. [*Chujkov Yu.S.* Materialy k kadastru planktonnykh bespozvonochnykh bassejna Volgi i Severnogo Kaspiya. Kolovratki (Rotatoria). Tol'yatti, 2000. 195 s.].
- Шевелева Н.Г., Пенькова О.Г., Кипрушина К.Н.* Многолетняя динамика численности зоопланктона открытой части пролива Малое Море (оз. Байкал) // Экология. Природные ресурсы. Рациональное природопользование. Охрана окружающей среды. М., 2009. Т. 114, вып. 3. С. 505–510 [*Sheveleva N.G., Pen'kova O.G., Kiprushina K.N.* Mnogoletnyaya dinamika chislennosti zooplanktona otkrytoj chasti proliva Maloe More (oz. Bajkal) // Ekologiya. Prirodnye resursy. Ratsional'noe prirodopol'zovanie. Okhrana okruzhayushchej sredy. M., 2009. T. 114, vyp. 3. S. 505–510].
- Яснитский В.Н.* Планктон Северной оконечности Байкала // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1934. Т. 4. Вып. 1. С. 85–101 [*Yasnitskii V.N.* Plankton Severnoj okonechnosti Bajkala // Izv. BGNII pri IGU. 1934. T. 4. Vyp. 1. S. 85–101].

**DYNAMICS OF ZOOPLANKTON COMMUNITIES IN SHALLOW PARTS
OF NORTHERN BAIKAL DURING BLOOMS OF GREEN FILAMENTOUS
ALGAE *SPIROGYRA* SPP. (CHLOROPHYTA, ZYGNEMATOPHYCEAE)
IN 2013–2014**

*N.G. Sheveleva*¹, *O.A. Timoshkin*², *E.A. Misharina*³

Seasonal variations in species structure and quantitative indices of zooplankton community from Northern Baikal shallows were studied during *Spirogyra* spp. blooms. *Spirogyra* blooming in the shore zone south-west of Severobaikalsk Town was registered in late summer and autumn 2013, as well as in late spring 2014 (samples were collected opposite Zarechny Settlement and in Senogda Bay). Large amounts of detritus, 95% of which were composed of filamentous algae, negatively affected the zooplankton community. There was absolutely no plankton within 10-meter area off the water edge, dramatic decrease in zooplankton abundance and death of crustaceans (up to 60 %) 20–350 m away from the water edge; change in planktonic community – disappearance of rotifers. Certain abiotic and biotic factors entailed fast recovery of invertebrate fauna, plankton. The former include strong autumn storms, mixing of the littoral water, local currents bringing clean Baikal water with typical representatives of zooplankton, and the latter – perennial crustaceans and rotifers with a short reproduction period and horizontal migrations inhabiting plankton.

Key words: Northern Baikal, shallow zone, *Spirogyra* blooms, structure of zooplankton.

¹ Sheveleva Nataliya Georgievna, Limnological Institute of Sib. Div. of Russ. Academy of Sci. (shevn@lin.irk.ru); ² Timoshkin Oleg Anatol'evich, Limnological Institute of Sib. Div. of Russ. Academy of Sci. (tim@lin.irk.ru); ³ Misharina Evgeniya Aleksandrovna, Irkutsk state University.

К ЮБИЛЕЮ НОННЫ РОБЕРТОВНЫ МЕЙЕР-МЕЛИКЯН (1937–2003)



Ботаническая часть этого выпуска Бюллетеня посвящена 80-летию Нонны Робертовны Мейер-Меликян (1937–2003) – выдающегося палинолога, замечательного педагога и удивительного человека.

Нонна Робертовна Мейер-Меликян для многих из нас стала первым научным учителем и проводником в палинологическом мире, показав увлекательную красоту его объектов. Она умела восхищаться, а в палинологии достаточно объектов для восхищения. Удивительный и разнообразный мир пыльцы определил широту круга ее интересов. Каждый из нас, ее учеников и последователей, выбрал лишь одно из направле-

ний, в которые она внесла свой вклад: морфология и ультраструктура пыльцевых зерен и спор современных и ископаемых высших растений от споровых до покрытосеменных, развитие оболочек пыльцевых зерен, аэропалинология, аллергология, палинология в применении к вопросам экологии, археологии, криминалистики. Во многих областях она была одной из первых. Нонна Робертовна не уставала тратить время и силы на своих учеников и бурно радовалась нашим успехам. Она не только сделала из нас ученых, но и частично передала свое отношение к жизни. Нонна Робертовна – человек-праздник, и ей невозможно не подражать.

Н.Е. Завьялова¹

¹ Завьялова Наталья Евгеньевна – зав. лабораторией палеоботаники Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), канд. биол. наук (zavial@paleo.ru).

Zavialova Natalia E., Laboratory of paleobotany, A.A. Borisiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences (PIN RAS) (zavial@paleo.ru).

УДК 551.891(235.222)+903.3

НОВЫЕ ДАННЫЕ В ПАЛИНОЛОГИИ УНИКАЛЬНОГО ПАМЯТНИКА ПАЛЕОЛИТА ДЕНИСОВА ПЕЩЕРА НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ АЛТАЯ

Н.С. Болиховская¹, М.Б. Козликин², М.В. Шуньков³, В.А. Ульянов⁴,
С.С. Фаустов⁵

Денисова пещера – многослойный археологический памятник северо-западного Алтая, относящийся к числу самых перспективных объектов для изучения культуры и эволюции природной среды времени обитания палеолитического человека на территории Северной Евразии. Разрез рыхлых отложений Денисовой пещеры содержит культурные остатки от раннего среднего палеолита до Средневековья. Результаты изучения плейстоценовых осадков стоянки всем комплексом современных археологических, антропологических, палеоботанических и других палеогеографических методов опубликованы в серии монографий и во множестве научных статей. В данной статье представлены новые палинологические данные, полученные в 2015–2016 гг. для плейстоценовой толщи, изучаемой в археологическом раскопе восточной галереи Денисовой пещеры. Подробное опробование отложений всех слоев плейстоцена восточной галереи и полученные к настоящему времени результаты их палинологического анализа позволили выполнить климатостратиграфическое расчленение изученных среднеплейстоценовых и позднеплейстоценовых отложений, охарактеризовать изменения состава палинофлор и реконструировать основные (межледниковые и холодные, ледникового ранга) этапы развития растительности и климата времени их формирования. Детальные реконструкции смен природной обстановки в окрестностях Денисовой пещеры в эпохи палеолита имеют несомненный научный интерес, так как именно в раскопе восточной галереи из слоя 11.2 получена сенсационная антропологическая находка (фаланга мизинца ребенка), на основании которой по результатам палеогенетического анализа установлена новая популяция древних людей – *Homo sapiens altaiensis* (денисовский человек).

Ключевые слова: Алтай, Денисова пещера, палинология, плейстоцен, климатостратиграфия, растительность, климат, природная среда.

Археологический памятник Денисова пещера, расположенный в низкогорно-среднегорной зоне северо-западного Алтая, относится к числу наиболее перспективных объектов для изучения культуры и эволюции природной среды времени обитания палеолитического человека на территории Северной Евразии. Толща рыхлых отложений Денисовой пещеры, содержащая культурные остатки от раннего среднего палеолита до этнографического времени, является в настоящее время опорным разрезом для изучения древнейшей истории региона.

Стационарные исследования плейстоценовых отложений этого памятника палеолита ведутся

под общим научным руководством академика А.П. Деревянко с 1983 г. Результаты изучения рыхлых осадков стоянки всем комплексом современных археологических, антропологических, геолого-геоморфологических, литологических, палеоботанических, палеофаунистических, палеопедологических, геохронологических и других методов опубликованы в серии монографий (Природная среда..., 2003; Деревянко, 2011; и др.) и во множестве научных статей.

В настоящей статье представлены новые палинологические данные, полученные в 2015–2016 гг. для плейстоценовой толщи, изучаемой в археологическом раскопе восточной галереи

¹ Болиховская Наталья Степановна – науч. сотр. географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. геогр. наук (natbolikh@mail.ru); ² Козликин Максим Борисович – науч. сотр. Институт археологии и этнографии СО РАН, канд. истор. наук (kmb777@yandex.ru); ³ Шуньков Михаил Васильевич – директор Института археологии и этнографии СО РАН, докт. истор. наук, чл.-корр. РАН (shunkov@archaeology.nsc.ru); ⁴ Ульянов Владимир Александрович – науч. сотр. географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. геогр. наук (vauism@gmail.com); ⁵ Фаустов Станислав Степанович – науч. сотр. географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. геол.-минерал. наук (faustovs@rambler.ru).

Денисовой пещеры. В ходе проводимых здесь с 2005 г. исследований установлено, что толща отложений, вскрытая в восточной галерее, отличается от опорного разреза центрального зала Денисовой пещеры. Подробное опробование отложений всех слоев плейстоцена восточной галереи и полученные к настоящему времени результаты их палинологического анализа, проведенного Н.С. Болиховской, позволили выполнить климатостратиграфическое расчленение изученных среднеплейстоценовых и позднеплейстоценовых отложений, охарактеризовать изменения состава палинофлор и реконструировать основные этапы развития растительности и климата времени их формирования. В слое 11.4 раскопа восточной галереи обнаружена фаланга стопы неандертальца, а из слоя 11.2 получена сенсационная находка (фаланга мизинца ребенка), на основании которой по результатам палеогенетического анализа установлена новая популяция древних людей – *Homo sapiens altaiensis* (денисовский человек), поэтому детальная реконструкция природной обстановки, существовавшей в районе Денисовой пещеры во время обитания древнего человека, имеет несомненный научный интерес.

Район исследования

Геоморфология. Денисова пещера находится в долине верхнего течения р. Ануй, в 6 км к северо-западу от с. Черный Ануй. Долина верхнего Ануя, выходящая на севере на Предалтайскую равнину, простирается с юго-востока на северо-запад между Башчелакским (абс. высота 2420 м) и Ануйским (1800 м) хребтами. В районе пещеры долина имеет асимметричный, близкий к V-образному, поперечный профиль. Левый борт долины опирается на склоны г. Каракол (абс. высота вершины 1315 м), правый борт – на склоны горы Сосновая (абс. выс. 1112 м). Ширина днища около 120 м. Абсолютная отметка уреза воды 662 м. Склон левого борта долины слабоогнутый, склон правого борта выпуклый, в нижней части переходящий в субвертикальные стенки высотой до 10–15 м. Весь правый борт долины рассечен короткими сухими распадками и осыпными лотками. Сливающиеся конусы выноса и осыпи отжимают современное русло р. Ануй к левому борту и формируют единую аккумулятивную поверхность протяженностью 80–100 м.

Современная растительность. Склоны долины вблизи Денисовой пещеры покрыты лесом: березово-лиственничным на левом борту и разреженным березово-сосновым на правом. Согласно

геоботаническому районированию, пещера расположена в горно-таежном поясе. В растительном покрове всего верхнего течения р. Ануй от днища долины до водораздела представлены пойменно-луговые, лугово-степные, лесные (из березы, сосны и лиственницы), горно-степные и горно-тундровые сообщества (Природная среда..., 2003). Участки поймы заняты луговыми травянистыми сообществами. Большие площади прирусловых частей поймы и первой надпойменной террасы покрыты ивово-березовыми лесами с кустарниково-ивовым подлеском из смородины, караганы, черемухи и др. Лугово-степные ассоциации распространены на высоте от 680 до 1100 м. Луговые злаково-разнотравные и осоково-злаково-разнотравные степи занимают участки пойм и прилежащих склонов. В составе кустарниковых степных сообществ произрастают спирея, карагана, жимолость, шиповник, барбарис, крыжовник и кизильник (Огуреева, 1980). На низких террасах и пологих склонах развиты луговые степи с кустарниковыми зарослями, в которых создателями выступают курильский чай (*Dasiphora fruticosa*) и сибирка (*Sibiraea altaiensis*) (Куминова, 1960). На затененных и наиболее увлажненных склонах северной, северо-западной и северо-восточной экспозиции на высоте 700–1300 м развиты лиственнично-березовые леса с кустарниковым ярусом из караганы, спиреи, смородины, жимолости, курильского чая. Березово-сосновые леса (иногда с примесью лиственницы, а в привершинных частях – ели сибирской и кедра сибирского) приурочены к склонам юго-восточной и юго-западной экспозиции в интервале высот 650–1200 м. По небольшим долинам и склонам на высоте 1500–2000 м распространены кедровые леса с примесью ели, лиственницы и пихты (Смагин и др., 1980). Выше горно-таежного пояса встречаются подгольцово-субальпийские кедрачи и лиственничники, в подлеске которых произрастает кустарник береза круглолистная (*Betula rotundifolia* Spach.) – характерный представитель субальпийского и горно-тундрового поясов. Ерниковые сообщества с господством березы круглолистной и участием спиреи, можжевельника и кустарниковых ив образуют кустарниковые тундры на высокогорных плато, сглаженных перевалах и седловинах в интервале высот 1800–2300 м. Кроме того, высокогорные ландшафты представлены субальпийскими и альпийскими луговыми ассоциациями, мохово-лишайниковыми, дриадовыми, лишайниково-щебнистыми и другими тундровыми сообществами.

Данная статья посвящена истории плейстоценовой растительности, которая в межледниковые и межстадиальные этапы характеризовалась участием широколиственных пород, поэтому отметим, что ныне широколиственные и хвойно-широколиственные леса в растительном покрове Алтая отсутствуют. Более того, здесь отсутствуют почти все неморальные древесно-кустарниковые растения, автохтонная пыльца которых обнаружена в плейстоценовых отложениях. Из всех широколиственных пород, входящих в состав ископаемой плейстоценовой дендрофлоры, здесь встречается только липа сибирская (*Tilia sibirica*). Как реликт она произрастает на северо-востоке Алтая, в бассейне р. Лебедь (правый приток р. Бия), а также в черневой (пихтово-елово-кедровой) тайге и сосново-лиственничных лесах предгорий Кузнецкого Алатау.

Объект исследования

Денисова пещера имеет карстовое происхождение и выработана в правом борту долины в крупном блоке силурийских известняков. Она состоит из системы субгоризонтальных галерей, сообщающихся через центральную камеру. Вход в пещеру располагается в уступе отвесной стены юго-западной экспозиции на высоте 30 м над современным урезом р. Ануй. Вход ведет в главную галерею, открывающуюся в центральный зал – камеру диаметром 9–11 м и высотой до 16 м. В южной части свода центрального зала находится сквозное отверстие (~1 м в поперечнике), обеспечивающее умеренную вентиляцию и дневное освещение. Из центрального зала отходят три галереи. Две галереи протяженностью до 10 м уходят в глубь горного массива в юго-восточном направлении. Галерея, наиболее удаленная от входа в пещеру, названа восточной галереей.

Вскрытая к настоящему времени полость восточной галереи имеет 9 м в длину, 10 м в высоту и около 3 м в ширину. Днище галереи состоит из чередующихся поперечных скальных выступов и крутопадающих карстовых колодцев. Будучи частью спелеосистемы Денисовой пещеры, восточная галерея испытала в целом сходные с центральным залом этапы заполнения рыхлыми отложениями. Вместе с тем значительная удаленность восточной галереи от предвходовой зоны обусловила очевидные различия по вещественному составу отложений галереи и центрального зала, поэтому идентичности в литостратиграфии их разрезов нет. Для восточной галереи характерны постседиментационные вязко-пластические

деформации просадочного генезиса. Деформации были связаны с медленным внутримассовым перемещением грунта и не сопровождалась перемешиванием вещества разных литологических подразделений, что позволило уверенно проследить границы выделяемых слоев и проводить отбор проб на палинологический анализ с однозначной литостратиграфической привязкой.

Толща рыхлых отложений восточной галереи представлена горизонтами преимущественно суглинков легкого, среднего или тяжелого гранулометрического состава, дифференцируемых также по мощности, цвету и степени насыщения обломками коренных пород, детритом, костными остатками (фрагментами и целыми костями) крупных и мелких млекопитающих и их копролитами. Подробно строение всего разреза и литологические описания плейстоценовых осадков представлены в публикации Ульянова и др. (2015). Согласно литолого-генетическому анализу, в плейстоценовой толще восточной галереи выделены три пачки, разделенные четкими перерывами осадконакопления (рис. 1, 2). Нижняя пачка (слои 17.1 и 17.2) – суглинка охристо-желтого цвета с включениями известнякового щебня, глыб и выщелоченных натечных образований, являющиеся материалом пещерной «terra-росса», накапливавшейся в наиболее древние стадии развития пещерной полости. Средняя пачка (слои 16–11) – линзовидно-слоистая глыбово-щебнистая толща с пестроцветным легкосуглинистым заполнителем. Формирование ее происходило, очевидно, после вскрытия карстовой полости в обстановке резко усилившегося влияния региональных климатических факторов на фоне интенсивного биогенно-антропогенного воздействия. Верхняя пачка (слои 9.1–9.3) представлена легкими пылеватыми суглинками с линзами и единичными включениями дресвы и мелкого щебня. Для нее характерна высокая, но меньшая, чем в перекрывающих голоценовых осадках, насыщенность сажистым органическим веществом.

Результаты предшествующих палинологических исследований

Палинологический анализ плейстоценовых отложений Денисовой пещеры, вскрытых раскопами центрального зала и предвходовой площадки, выполнен в 1992–1997 гг. Е.М. Малаевой. На основании полученных спорово-пыльцевых данных этих разрезов, а также ближайших стоянок Усть-Каракол-1 и Ануй-2 она реконструировала растительный покров

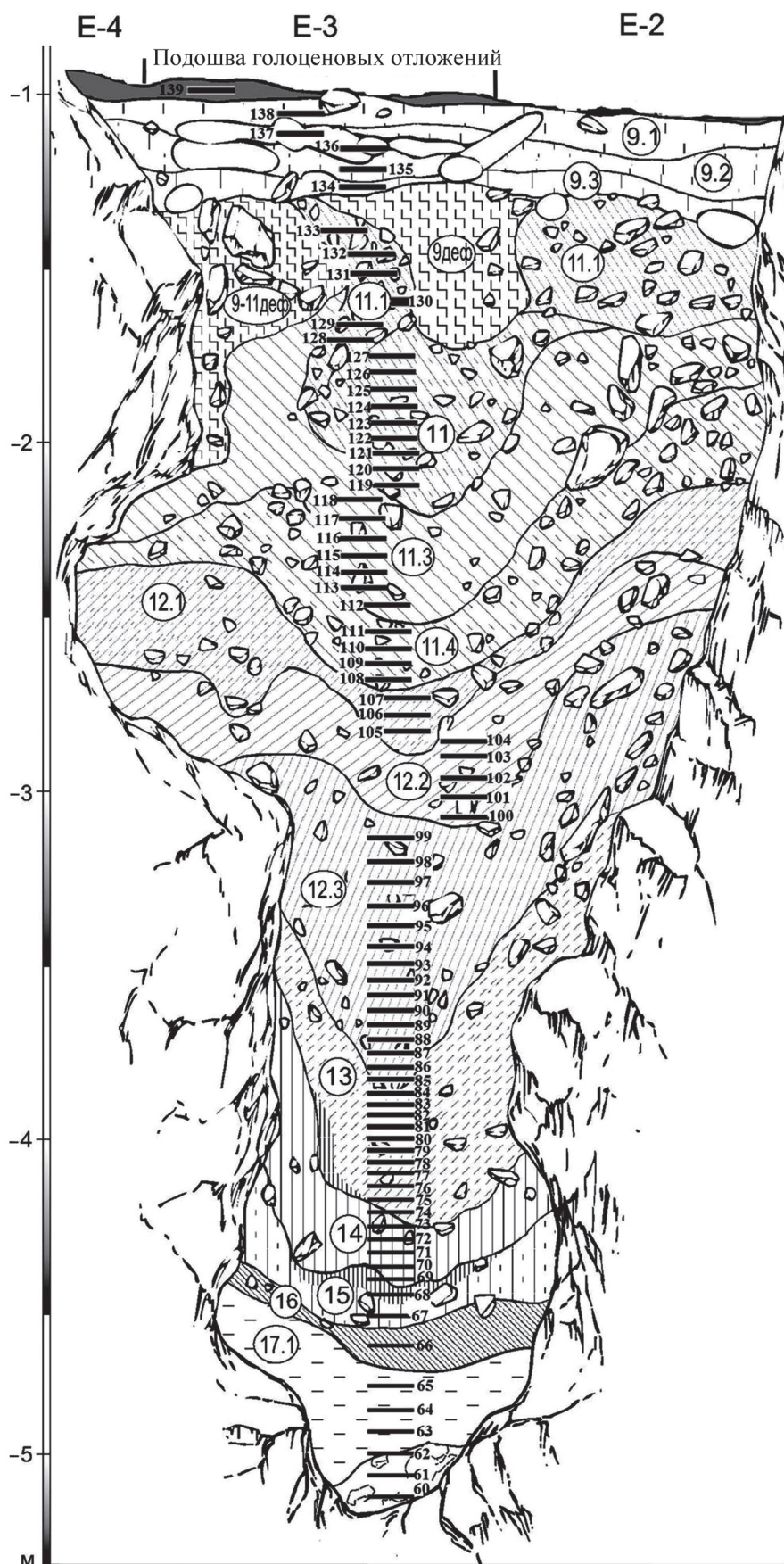


Рис. 1. Строение отложений на юго-восточной стенке археологического раскопа в восточной галерее стоянки Денисова пещера (короткими горизонтальными линиями показаны места отбора образцов на спорово-пыльцевой анализ, рядом указаны номера образцов)

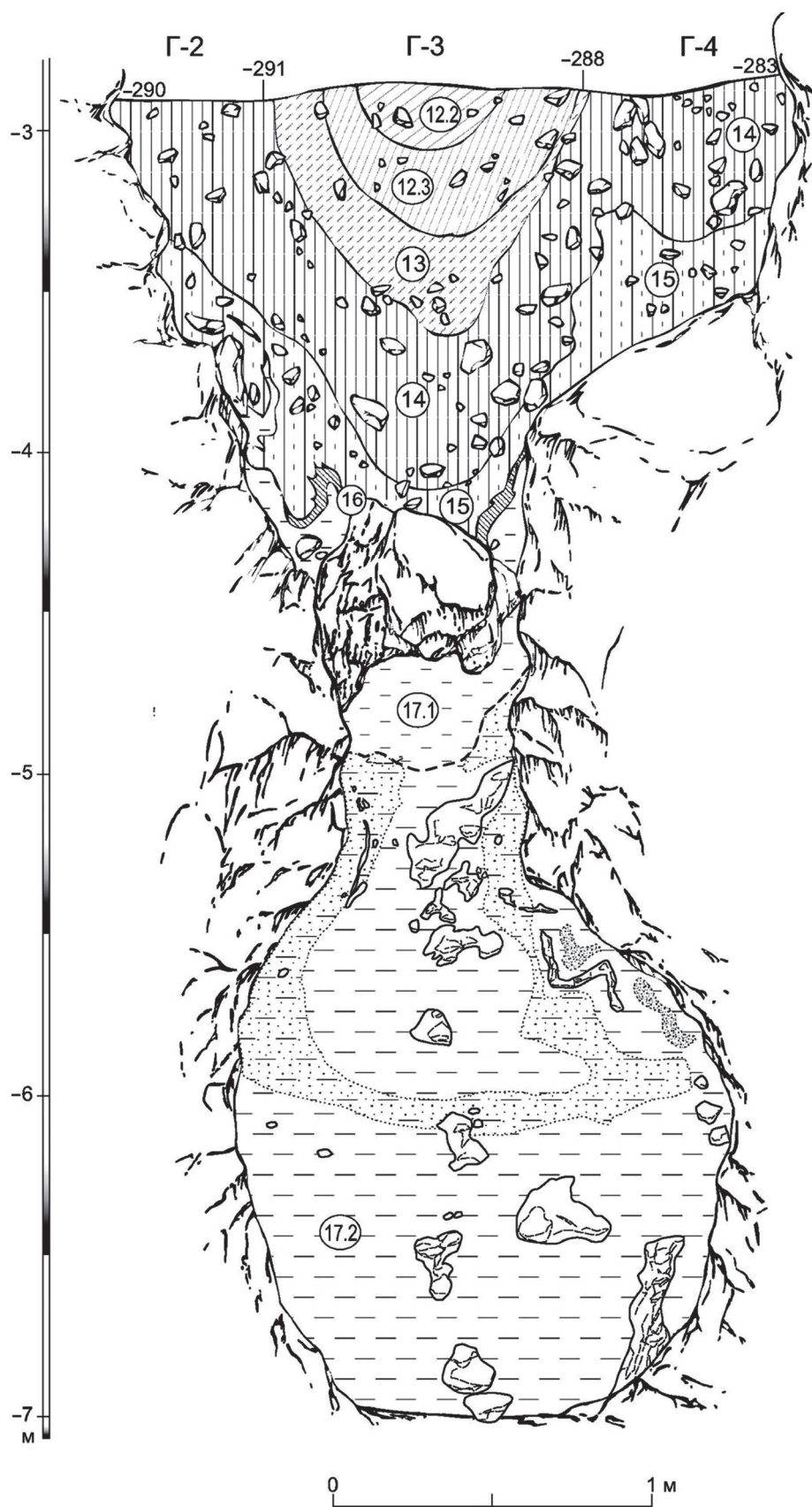


Рис. 2. Строение отложений на северо-западной стенке раскопа, где вскрыты осадки нижележащего слоя 17.2 (Б)

и климат долины р. Ануй времени тобольского межледниковья, самаровского оледенения, ширтинского потепления, тазовского криохрона, казанцевского межледниковья, ермаковского похолодания, каргинского интервала и сартанского оледенения (Малаева, 1995, 1998; Деревянко и др., 1998, 2000). Обобщая климато-фитоценогические особенности района стоянок долины р. Ануй в межледниковые и холодные эпохи среднего и позднего плейстоцена, Е.М. Малаева отмечала, что в периоды похолоданий здесь происходило повышение общей увлажненности и заметное расширение площади темнохвойных еловых и кедровых лесов, ранее занимавших верхние ярусы горных склонов. Межледниковым этапам отвечали относительно более сухие климатические условия и широкое распространение лесных или лесостепных зональных типов растительности, в пределах которых в составе лесов преобладали березовые и сосново-березовые древостои с заметным участием широколиственных деревьев. Важнейшие палеогеографические итоги исследований Е.М. Малаевой, к сожалению, прерванных в связи с ее кончиной в 1997 г., подробно освещены в ряде публикаций (Природная среда..., 2003; Болиховская и др., 2011; и др.). С 1998 г. палинологические исследования отложений памятников палеолита Северо-Западного Алтая проводятся Н.С. Болиховской. На основании результатов спорово-пыльцевого анализа отложений стоянок Карама и Каминная детально реконструированы изменения растительности и климата, происходившие на протяжении двух межледниковых и двух холодных эпох обитания раннепалеолитического человека, а также многих теплых и холодных эпох развития культур среднего и позднего палеолита (Деревянко и др., 1998; Болиховская, Маркин, 2002; Болиховская, Шуньков, 2005, 2014). При сопоставлении полученных ранее для отложений Денисовой пещеры палинологических записей с материалами по другим стоянкам, изученным Е.М. Малаевой и нами, обращает на себя внимание тот факт, что в разрезах центрального зала и предвходовой площадки пыльца и споры важнейших показателей климата и растительности холодных эпох, таких как *Betula sect. Fruticosae*, *Betula sect. Nanae*, *Alnaster fruticosus* и других холодостойких растений присутствует в незначительных количествах (см. диаграммы на рис. 51, 53 и 78 в «Природная среда..., 2003»). Тогда как в спектрах сартанских отложений раннепалеолитической стоянки Карама, расположенной примерно в 16 км ниже по течению р. Ануй

в районе, который в настоящее время находится в переходной зоне от горно-таежного к горно-лесостепному поясу, они имеют высокое процентное содержание. Здесь, согласно полученным палиносpectрам, в суровых условиях сартанского ледникового этапа, доминирующую роль играли тундровые и степные ценозы (Болиховская, Шуньков, 2005). Установлено, что в раннесартанское время преобладали разреженные сосново-лиственнично-еловые леса, ерниковые формации (*Betula sect. Nanae*), степные и луговые сообщества. В позднесартанское время возросшая криоаридизация климата привела к господству открытых тундро-степных ландшафтов и обилию в растительном покрове холодостойких кустарников (*Alnaster fruticosus* / *Duschekia fruticosa*, *Betula sect. Nanae*, *B. sect. Fruticosae*, *Diphazium alpinum*) и ксерофитов (*Artemisia* subgenus *Dracunculus*, *A. s.g. Seriphidium* и др.) (Болиховская и др., 2011). Результаты палинологического изучения отложений пещеры Каминная, расположенной в верхней части современного горно-лесного пояса (в верховьях р. Каракол – левого притока р. Ануй), показали, что в спектрах финальных стадий позднего палеолита (от бёллинга до позднего дриаса включительно) в разрезе, находящемся на большей абсолютной высоте, чем стоянки Денисова пещера и Карама, пыльца и споры аркто-бореальных и бореальных холодостойких растений (*Betula sect. Fruticosae*, *B. fruticosa*, *B. sect. Nanae*, *B. rotundifolia*, *Alnaster fruticosus*, *Botrychium boreale* и др.) также присутствуют в значительном количестве (Деревянко и др., 1998; Болиховская и др., 2011).

В связи с вышесказанным мы с максимальной детальностью проводили опробование и палинологический анализ разреза восточной галереи Денисовой пещеры.

Материалы и методические аспекты палинологического анализа

Для спорово-пыльцевого анализа в 2014 г. из разреза восточной галереи были отобраны более 120 образцов: 79 образцов из слоев 9–17.1, вскрытых на юго-восточной стенке раскопа (рис. 1), и 43 образца из нижележащего слоя 17.2 (рис. 2), вскрытого на северо-западной стенке. Пещерные осадки имеют низкую концентрацию пыльцы и спор, поэтому в лаборатории географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова выделение палиноморф проводили из 50-граммовых порций породы по технологии модифицированной версии сепарационной методики

(Болиховская, 1995), разработанной для выделения пыльцы и спор из субаэральные и бедные растительными микроостатками осадков плейстоцена. Если образец содержал недостаточное для статистических подсчетов количество пыльцы и спор, проводили их выделение из новых (50- или 100-граммовых) порций этой пробы. При необходимости очистить полученные палинологические концентраты от множества алевритовых и пелитовых частиц использовали 40%-ю плавиковую кислоту (HF). К настоящему времени выполнен подробный анализ 61 образца слоев 9–17.2. В 16 образцах пыльца и споры отсутствовали или присутствовали в недостаточном для статистических подсчетов количестве. В составе микрофлоры многих изученных образцов обнаружено много углистых или гумифицированных частиц, докайнозойских морских диатомей, диноцист, спикул губок и других палиноморф. Для каждого из образцов, имевших достаточно высокую для получения репрезентативных статистических данных концентрацию пыльцы и спор, в процессе проведенных аналитических исследований составлена электронная коллекция снимков автохтонных и аллохтонных пыльцевых и споровых зерен, докайнозойских (предположительно силурийских) диатомей и цист динофлагеллят, а также растительных микроостатков с устьицами (Stomata) и других палинологических объектов.

В целях изучения особенностей седиментации пещерных отложений 23 августа 2015 г. была отобрана субфоссиальная проба из поверхностного слоя мелкозема, накопившегося на площадке небольшого уступа в стене коренных пород, расположенной напротив входа в Денисову пещеру. При анализе установлено присутствие в субфоссиальном мелкоземе пыльцы *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*, *Betula pendula*, *Humulus lupulus*, *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Liliaceae* и др. при доминирующем участии пыльцы древесно-кустарниковых растений, что адекватно отражает нахождение пещеры в горно-лесном поясе. В препаратах субфоссиальной пробы также зарегистрировано множество углистых органических микрочастиц и перечисленных выше морских палиноморф. В каждом препарате содержалось примерно 30–35 палиноморф (створок диатомей, цист динофлагеллят, спикул губок и др.) и 7–8 пыльцевых зерен. Среди последних преобладала пыльца хмеля *Humulus lupulus* (4 пыльцевых зерна на препарат), так как проба была отобрана во время цветения хмеля, лианы которого растут на скалах относительно близко от входа в Денисову пещеру.

Многочисленные находки морских водорослей и спикул Porifera не только в субфоссиальной пробе, но и во всех образцах позднеплейстоценовой толщи, а также многих пробах среднеплейстоценовых слоев указывают на значительную роль в составе мелких фракций изучаемых отложений восточной галереи разрушенных до рыхлого состояния внутripещерных коренных осадочных пород (силурийских известняков). Морские палиноморфы, несомненно, поступали в плейстоценовые отложения также в форме минеральных копролитов, когда выветриваемые соленосные морские осадки использовались крупными млекопитающими в качестве кудюритов.

Методической основой представленных ниже палеогеографических реконструкций послужили данные спорово-пыльцевого анализа субфоссиальных проб современных почв и субаквальных отложений, отобранных на пробных площадках разных горно-тундровых и горно-лесотундровых растительных сообществ ближайших к долине верхнего Ануя горных хребтов Алтая и на площадках горно-таежных, горно-лесостепных и горно-степных фитоценозов долины р. Ануя и его притоков. Подробно результаты этих исследований будут изложены в отдельной статье.

Климатостратиграфия и основные этапы изменения растительности и климата

Результаты детального анализа отложений слоев 9–11 представлены на спорово-пыльцевой диаграмме (рис. 3). Палинологическая диаграмма всего разреза восточной галереи будет составлена и опубликована после завершения исследований всех проб, отобранных из слоев 12–17. Полученная к настоящему времени палинологическая запись позволила реконструировать последовательность ландшафтно-климатических смен, происходивших в районе Денисовой пещеры на протяжении среднего и позднего палеолита – в интервале от самаровского оледенения до сартанского позднеледникового включительно.

На протяжении криохрона, отвечающего *самаровской ледниковой эпохе* Западной Сибири, происходило накопление слоев 17.2, 17.1 и, возможно, 16, когда в окрестностях пещеры были развиты перигляциальные горно-тундровые и горно-лесотундровые ландшафты. Археологические материалы в пределах слоев 17 и 16 не были обнаружены.

Образцы отложений слоя 17.2, залегающих в основании разреза восточной галереи, содержали недостаточное для статистической обработки

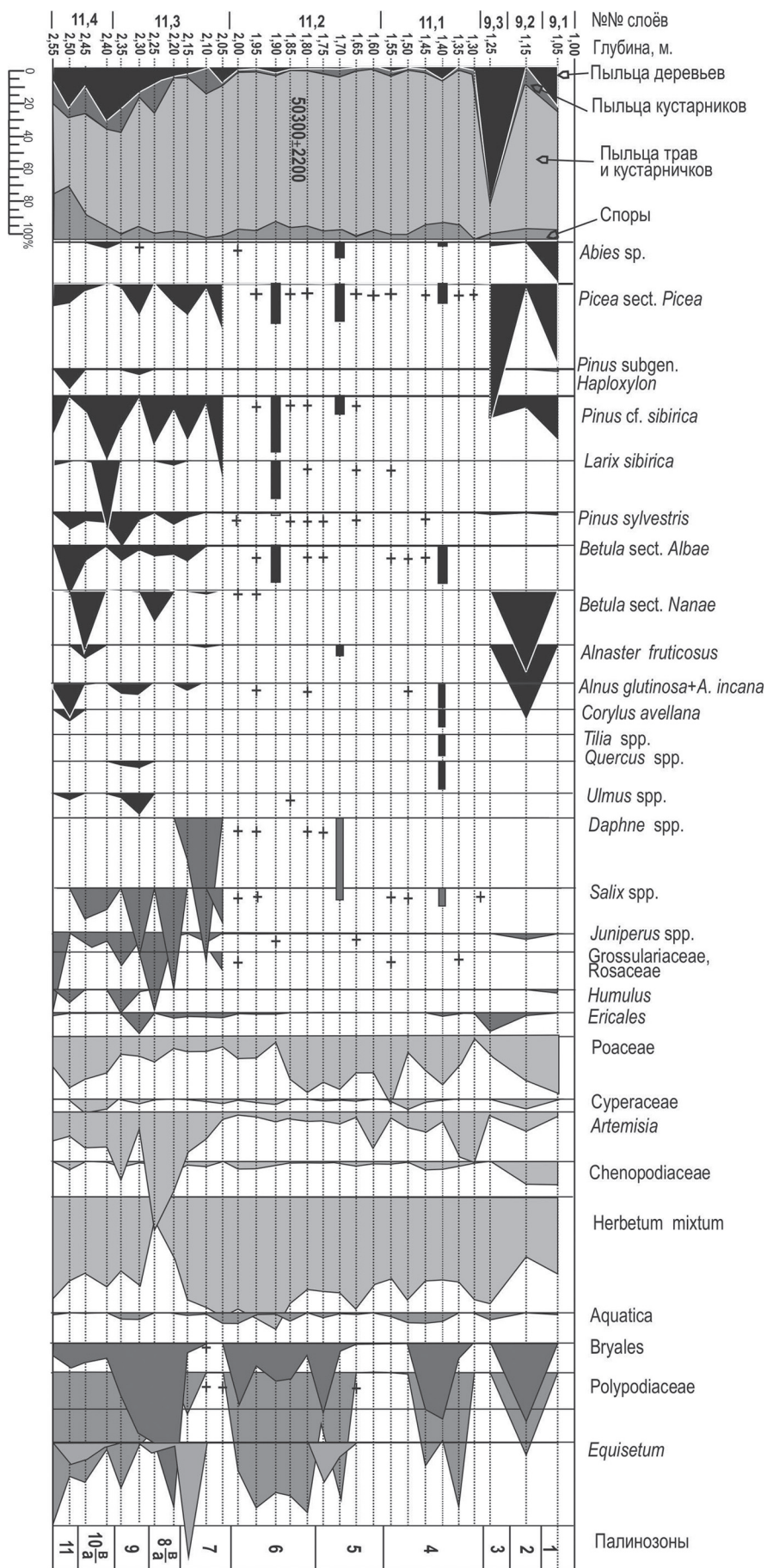


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма верхней части отложений (слоев 9–11) разреза восточной галереи стоянки Денисова Пещера (знаком «+» обозначено содержание пыльцы менее 1%)

количество пыльцы и спор. В то же время преобладание во всех спектрах пыльцы микротермных кустарников (*Betula* sect. *Nanae*, *Alnaster fruticosus* / *Duschekia fruticosa*), присутствие в них единичных пыльцевых зерен ели и сосны, а также спор зеленых мхов и папоротников (Polypodiaceae) свидетельствуют о распространении вблизи пещеры горно-тундровых или горно-лесотундровых ценозов.

Для времени формирования отложений вышележащего слоя 17.1 зафиксированы две фазы в развитии растительности. Репрезентативные спорово-пыльцевые спектры образцов из нижней части осадков слоя 17.1 отражают относительное смягчение климатических условий и расширение площади лесных биотопов, состоявших преимущественно из ели сибирской (*Picea obovata*), кедра сибирского (*Pinus sibirica*), сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) и березы (*Betula* sect. *Albae*). В спектрах этих отложений пыльца указанных деревьев преобладает. В то же время в них постоянно присутствуют пыльцевые зерна кустарниковых форм березы (*Betula* sect. *Nanae*, *Betula rotundifolia*), ольховника (*Alnaster fruticosus* / *Duschekia fruticosa*) и можжевельника (*Juniperus*). Их присутствие свидетельствует о том, что в это время исследуемый район находился в пределах переходной зоны от горно-лесотундровых ландшафтов к верхней части горно-таежного пояса. Среди травяно-кустарничкового покрова преобладали представители разнотравья (в основном, астровые (Asteraceae) и папоротники (Polypodiaceae). В моховом покрове доминировали зеленые мхи.

Осадки верхней, прикровельной части слоя 17.1 накапливались в условиях более холодного климата и господства в окрестностях Денисовой пещеры ерниковой тундры с густым покровом березы круглолистной (*Betula rotundifolia*). В составе кустарникового яруса участвовали также ольховник (*Alnaster fruticosus* / *Duschekia fruticosa*), кустарниковая береза секции *Fruticosae*, можжевельник и, возможно, кустарниковая ива (*Salix*). Вероятно, с высокой сомкнутостью зарослей березы круглолистной связано незначительное развитие травяно-кустарничкового покрова, в котором преобладали верескоцветные и злаки. Среди споровых растений основную роль играли хвощ и зеленые мхи. В современных ландшафтах северо-западного Алтая *Betula rotundifolia* образует обширные заросли выше границы горно-таежной растительности – в субальпийском и горно-тундровом поясах. В современной горной тундре, развитой в верховьях р. Шинок (левый приток р. Ануй, впадающий ниже по течению примерно

в 1,5 км от Денисовой пещеры), береза круглолистная – важнейший компонент растительности. Здесь в настоящее время она формирует кустарниковые заросли высотой 1,5–2,0 м на участках высокой поймы р. Шинок, а на низкой пойме ерники образованы ее низкорослой (0,3–0,5 м) формой.

В образце слоя 16 найдены лишь единичные пыльцевые зерна *Betula* sect. *Nanae*, что свидетельствует об образовании слоя в условиях холодного климата.

Особенности климата и растительности времени образования слоя 15 не установлены, поскольку в полностью изученных мацератах двух образцов из этого маломощного слоя присутствовали только несколько пыльцевых зерен *Pinus* и *Poaceae*. В слоях 15 и 14 обнаружены многочисленные каменные артефакты, относящиеся к раннему этапу среднего палеолита. В настоящее время каменная индустрия из слоев 15 и 14 восточной галереи и слоев 22 и 21 центрального зала пещеры является наиболее древней в регионе после галечных орудий раннепалеолитической стоянки Карама, для которой Н.С. Болиховской (Болиховская, Шуньков, 2005) выполнен детальный палинологический анализ и реконструированы растительность и климат двух межледниковых и двух холодных этапов раннего палеолита.

Отложения слоев 14 и 13 охарактеризованы репрезентативными палинологическими спектрами. Установлено, что их формирование осуществлялось в **ширтинскую межледниковую эпоху** в условиях значительно более теплого климата, чем современный климат изучаемого района. О длительности этого межледникового этапа свидетельствуют происходившие на его протяжении изменения зональной и формационной структуры растительного покрова. Полученные к настоящему времени спорово-пыльцевые данные отражают 4 фазы в развитии растительности. В фазу, отвечающую времени формирования средней части слоя 14, на ближайшем к Денисовой пещере участке долины р. Ануй произрастали широколиственные леса из граба сердцелистного (*Carpinus cordata*), дуба монгольского (*Quercus* cf. *mongolica*), липы (*Tilia* sp.) и вяза мелколистного (*Ulmus pumila*) с лещиной (*Corylus heterophylla*), бересклетом (*Euonymus*), волчегодником (*Daphne*) в кустарниковом ярусе, а также смешанные леса, в которых кроме перечисленных широколиственных пород участвовали ель, сосна, береза и ольха (*Alnus glutinosa*). Фаза, характеризующая время накопления отложений, залегающих в основании слоя 13, отражает снижение тепло- и влагообеспеченности, а так-

же господство в окрестностях Денисовой пещеры открытых лугово-степных ландшафтов с небольшими участками ольшаников. В травяно-кустарничковом покрове доминировали злаково-разнотравные сообщества (Poaceae, Polemoniaceae, Polygonaceae, Ranunculaceae, Asteraceae и др.). В следующую фазу, отвечающую периоду формирования вышележащих осадков нижней части слоя 13, в условиях более теплого и влажного климата существенно расширились площади лесов. В составе растительных формаций межледниковых лесных и лесостепных ландшафтов преобладали березово-грабовые леса с примесью липы и обильным подлеском из лещины, ольшаники и разнотравно-злаковые ассоциации. В заключительную стадию образования отложений слоя 13, которой соответствует 4-я реконструированная фаза в развитии растительности рассматриваемого межледникового периода, в исследуемом районе в более влажном, чем в предыдущую фазу, климате господствовали лесные формации. Преобладали грабовые леса с примесью дуба и липы, состоявшие из граба сердцелистного и обыкновенного (*Carpinus cordata*, *C. betulus*), липы (*Tilia cordata*, *T. sibirica*), дуба черешчатого (*Quercus robur*) и подлеска из лещины (*Corylus* spp.), а также ольшаники (*Alnus glutinosa* и *A. incana*). Более ограниченное распространение имели березово-хвойные леса из березы повислой (*Betula pendula*), ели сибирской (*Picea obovate*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и др.

В суровом климате **тазовского ледникового периода** происходило формирование примерно 0,9-метровой пачки отложений слоя 12.3 и нижней части слоя 12.2. Полученные к настоящему времени спорово-пыльцевые спектры позволили реконструировать 6 фаз в эволюции господствовавших перигляциальных ландшафтов, выраженных последовательными сменами следующих типов растительности: перигляциальной лесотундры, тундро-лесостепи, перигляциальной тундры, тундро-степи, перигляциальной степи и тундро-степи. Во всех изученных образцах в группе пыльцы деревьев и кустарников преобладают пыльцевые зерна микротермных кустарников: либо березы круглолистной (*Betula rotundifolia*), либо ольховника (*Alnaster fruticosus* / *Duschekia fruticosa*), либо содоминантно *Betula rotundifolia*, *Alnaster fruticosus* / *Duschekia fruticosa*, *Alnaster mandshuricus* / *Duschekia mandshurica* и можжевельника (*Juniperus*). Установленные изменения их процентного состава в спектрах отражают

трансформации, происходившие в тундровых кустарничковых сообществах. В большинстве фаз в составе травяно-кустарничкового покрова реконструированных типов перигляциальной растительности преобладали вереско-цветные (Ericales), злаки, астровые (Asteraceae), в том числе полынь подродов *Euartemisia* и *Seriphidium*.

Согласно полученным данным, осадки верхней части слоев 12.2, 12.1 и нижней части слоя 11.4 образовались в период казанцевского межледниковья, а вышележащие слои плейстоцена – на протяжении ермаковского, каргинского и сартанского этапов. Отложения, отвечающие пессимуму сартанского оледенения, в разрезе восточной галереи Денисовой пещеры, возможно, отсутствуют.

Казанцевское межледниковье. Этот термохрон характеризует палинологическая запись нижней части слоев 11.4, 12.1 и верхней части слоя 12.2. Во время накопления отложений слоя 12.1 и верхней части слоя 12.2 в значительно более сухом, чем современный, климате на большом по площади отрезке долины р. Ануй были развиты открытые ландшафты с почти повсеместным распространением степных, лугово-степных и редко-дерновинных (на скалах) травяно-кустарничковых сообществ. Доминировали разнотравные, злаково-разнотравные, полынные и другие группировки, в которых участвовали *Ephedra*, *Cannabis*, Poaceae, *Artemisia* s.g. *Euartemisia*, *A.* s.g. *Seriphidium*, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Polygonaceae, *Rumex*, Ranunculaceae, *Delphinium*, Rubiaceae, Fabaceae, Apiaceae, Dipsacaceae, Brassicaceae, Lamiaceae, Valerianaceae, Scrophulariaceae, Alliaceae, Liliaceae, Asteraceae, Cichoriaceae и др. В небольших прибрежно-пойменных древостоях произрастали береза и ольха с участием в травяно-кустарничковом покрове папоротников (Polypodiaceae), верескоцветных (Ericales), хвощей и прибрежно-водных растений (Alismataceae). Образование осадка нижней части слоя 11.4 (рис. 3, палинозона 11) (далее палинозона – ПЗ) происходило в климатических условиях более теплых, чем современные. В окрестностях пещеры преобладали долинные вязово-ольховые (*Ulmus pumila*, *Alnus glutinosa*) леса с обильным подлеском из лещины обыкновенной (*Corylus avellana*) и хвойно-березовые (*Betula pendula*, *Pinus sylvestris*) лесные формации горных склонов. В травяном покрове преобладали папоротники (Polypodiaceae) и злаки, заметную роль играли гроздовник и хвощ.

Детальная палинологическая запись, полученная для слоев 9.1–9.3 и 11.1–11.4, отражает сложную климатостратиграфию этих литологических подразделений (рис. 3). В пределах почти всех слоев выявлены изменения по разрезу таксономического состава и процентного содержания компонентов в характеризующих их спорово-пыльцевых спектрах. Подобные изменения отражают происходившие во время их накопления колебания климата и трансформации растительного покрова, но нельзя исключить, что в некоторых случаях они обусловлены седиментационными особенностями вмещающих осадков.

Ермаковское оледенение. По палинологическим данным, Ермаковскому оледенению отвечает образование слоя 11.3 и верхней части слоя 11.4. Верхняя часть слоя 11.4 формировалась в период значительного похолодания, сопровождавшегося исчезновением широколиственных древесных пород, ольхи и березы, и сокращением площади пойменных лесов. В первую фазу (ПЗ 10а) в окрестностях пещеры преобладали тундровые ольховниково-ерниковые (*Betula* sect. *Nanae*, *Alnaster fruticosus*) и, возможно, ольховниково-ивняковые-ерниковые кустарниковые ценозы. Во вторую фазу похолодания (ПЗ 10b) при смягчении климатических условий склоны долины заняли лесные сообщества из лиственницы и кедра сибирского (*Pinus sibirica*), в приречных древостоях преобладали ивняки. В травяно-кустарничковом покрове обеих фаз доминировали злаки, полынь, астровые, лилейные и луковые.

Начальному этапу седиментации слоя 11.3 (ПЗ 9) отвечает фаза потепления, приведшая к развитию межстадиальных степей. В составе пойменных лесов доминировали ивовые и ольхово-вязовые древостои, а на самых сухих и теплых участках долины произрастал дуб. В травяно-кустарничковом покрове лесных ценозов заметную роль играли верескоцветные и злаки, в прибрежных биотопах произрастали частуховые. На участках степной и лугово-степной растительности преобладали злаково-разнотравные группировки с богатым разнотравьем (*Asteraceae*, *Geraniaceae*, *Ranunculaceae*, *Brassicaceae*, *Polygonaceae*, *Gentianaceae*, *Scrophulariaceae*, *Boraginaceae*, *Valerianaceae*, *Polemoniaceae* и др.). С этой фазы в большинстве спорово-пыльцевых спектров слоев 11 и 9 отмечена пыльца прибрежно-водных и водных растений, преобладает пыльца частуховых (*Alismataceae*).

Спорово-пыльцевой спектр из средней части слоя 11.3 (ПЗ 8) отражает фазу криоаридизации

климата и развития тундро-степных ландшафтов. На этом уровне исчезает пыльца ольхи и широколиственных пород, сокращается количество пыльцы деревьев, в группе древесно-кустарниковых растений доминирует пыльца *Betula* sect. *Nanae*, можжевельника и ивы. В составе травяно-кустарничковых растений преобладает пыльца полыни и других *Asteraceae*, злаков, верескоцветных, *Chenopodiaceae*, *Caucophyllaceae*, *Saxifragaceae*, *Lamiaceae*.

Верхняя часть слоя 11.3 (ПЗ 7) формировалась в условиях климата прохладного и более влажного, чем в предшествующую фазу. В это время в долине преобладали перигляциальные елово-кедровые редколесья с *Daphne mezereum* в подлеске и злаково-разнотравные степи. В растительном покрове степных и лугово-степных ценозов эдификаторами наряду со злаками выступали астровые. Значительное участие и разнообразие имели и другие представители разнотравья – *Polygonaceae*, *Apiaceae*, *Ranunculaceae*, в том числе *Thalictrum*, *Dipsacaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae*, *Valerianaceae*, *Cichoriaceae*, *Fabaceae*, *Alliaceae*, *Campanulaceae*, *Geraniaceae* и др. Древесно-кустарниковую растительность поймы представляли ивняки и заросли смородины, в травяно-кустарничковом ярусе заметную роль играли верескоцветные, злаки и осоки.

В отложениях слоев 12.1–11.3 были обнаружены каменные артефакты основного этапа среднего палеолита. В орудийном наборе преобладают различные типы скребел, хорошо выражен зубчато-выемчатый компонент, имеются яркие образцы мустьерских остроконечников и левалуазских острий. Присутствуют изделия верхнепалеолитической группы, включающие скребки, резцы, долотовидные орудия и тронкированные сколы. В слое 11.4 обнаружена проксимальная фаланга левой стопы индивидуума женского пола неандертальского типа (Медникова, 2011; Prüfer et al., 2014).

Каргинский теплый этап. По образцу кости из слоя 11.2 получена ^{14}C (AMS)-дата 50300 ± 2200 л.н. (ОхА-V-2359-16), которая позволяет отнести время его накопления к началу каргинского теплого этапа схемы Западной Сибири. Согласно палинологическим данным, каргинскому этапу отвечает интервал образования слоев 11.1 и 11.2. В пределах слоев 11.2 и 11.1 обнаружены артефакты раннего этапа верхнего палеолита. В орудийном наборе отмечены яркие образцы скребков, резцов, долотовидных орудий, отличающихся хорошо выраженной верхнепалеолитиче-

ской морфологией. Каменную индустрию сопровождают подвески, пронизки, бусины, кольца, изготовленные из зубов и костей животных, бивня мамонта, поделочного камня, скорлупы яиц крупной птицы и раковин моллюсков. При обработке этих материалов использовались инновационные для этого периода технические приемы, такие как резание, скобление, сверление, шлифовка и полировка. В слое 11.2 найден проксимальный фрагмент концевой фаланги мизинца кисти девочки 6–7 лет (Медникова и др., 2013), палеогенетические исследования которого показали, что этот гоминин значительно отличается от *Homo sapiens* и *Homo neanderthalensis* (Krause et al., 2010). Новый таксон получил по месту обнаружения наименование *Homo altaiensis* или денисовец (Деревянко, 2011).

В спектрах слоя 11.2 в доминирующей группе травяно-кустарничковых растений преобладает пыльца злаков, астровых, многочисленных и разнообразных представителей разнотравья. Нижняя часть слоя 11.2 (ПЗ 6) формировалась в межстадиальных горно-степных ландшафтах, в растительном покрове которых доминировали злаково-разнотравные степи. В пойменных древостоях преобладали береза повислая, ива, ольха, вяз, а в травяном покрове значительную роль играли папоротники семейства Polypodiaceae. На привершинных склонах долины росли лиственница сибирская, ель и сосна кедровая (*Pinus sibirica*). Накопление верхней части слоя 11.2 осуществлялось во время стадийного похолодания (ПЗ 5) при почти полном исчезновении древесной растительности из состава господствовавших перигляциальных горно-степных ландшафтов, в кустарничковых сообществах которых преобладали ольховник, можжевельник и волчегондик (*Daphne mezereum*), а в травяно-кустарничковом покрове открытых местообитаний – разнотравно-злаковые группировки.

Судя по составу и процентным соотношениям таксонов в группе пыльцы трав и кустарничков в спектрах из слоя 11.1 (ПЗ 4), площади распространения и облик растительного покрова степных и лугово-степных ассоциаций оставались прежними на протяжении большей части времени накопления слоя. Вместе с тем анализ спектра показывает увеличение в нижней части слоя вверх по разрезу количества пыльцы деревьев и кустарников, которое достигает максимального значения в средней части. Формирование этих отложений происходило в теплых межстадиальных климатических условиях, возможно, близ-

ких межледниковым. На склонах и террасовых уровнях долины в составе лесных участков доминировали широколиственные леса из дуба черешчатого, ясеня и липы с подлеском из лещины обыкновенной, а также березовые колки. Спектр образца из кровли слоя 11.1, в котором преобладает пыльца Cichoriaceae, полыни и других Asteraceae свидетельствует о кратковременном импульсе аридизации климата.

Для времени формирования толщи слоя 9 реконструированы три фазы развития растительности и климата *сартанского позднеледниковья*. Накоплению отложений слоя 9.3 (ПЗ 3) отвечает межстадиальная фаза относительно холодного климата и господства еловых (*Picea obovata*) лесов с примесью кедра сибирского. Седиментация осадка в верхней части слоя 9.2 (ПЗ 2) происходила в условиях сурового криоаридного климата стадийного интервала. В это время в окрестностях пещеры были широко развиты перигляциальные тундро-степи. Основу растительности составляли ольховник, береза кустарничковая, верескоцветные, эфедра, полыни и злаки. Слой 9.1 формировался в период распространения перигляциальных межстадиальных лесостепей (ПЗ 1), когда на склонах долины господствовали пихтово-кедрово-еловые леса, а на открытых участках – разнотравно-злаковые и полынно-маревые группировки.

Археологические материалы из слоя 9 отражают дальнейшее развитие верхнепалеолитических комплексов Денисовой пещеры. В индустриях второй половины верхнего палеолита возрастает роль пластинчатого производства, появляются свидетельства использования микропластинчатой технологии.

Заключение

Таким образом, границы палино- и климато-стратиграфических подразделений часто не совпадают с литостратиграфическими рубежами. Это обстоятельство обусловлено спецификой осадко-накопления и постседиментационными преобразованиями пещерных отложений, а также длительным периодом их формирования и происходившими в это время глобальными изменениями климата. Климатические флуктуации сопровождались в свою очередь относительно быстрыми трансформациями зональных растительных сообществ, характеризующихся на северо-западе Алтая, как показали наши предшествующие исследования (Болиховская, Шуньков, 2014), значительным эколого-фитоценотическим разнообразием.

Накопление рыхлых отложений изученного разреза восточной галереи стоянки Денисова пещера происходило на протяжении более 200-тысячелетнего интервала среднего и позднего плейстоцена, характеризовавшегося сменами перигляциальных и межледниковых ландшафтов, развитие которых происходило под воздействием глобальных климатических процессов времени самаровского оледенения (ештыккольского, по схеме Алтая), ширтинского межледниковья, тазовского оледенения, казанцевского межледниковья и последующих теплых и холодных этапов до сартанского (аккемского) позднеледниковья включительно. Согласно полученным к настоящему времени палинологическим данным, отложения, отвечавшие пессиму-

му сартанского этапа, в разрезе восточной галереи отсутствуют.

Во время обитания *Homo altaiensis* (денисовского человека) в окружающем пещеру районе долины р. Ануй доминировали открытые горно-степные ландшафты. Превалировавшие сначала (при накоплении нижней части слоя 11.2) межстадиальные злаково-разнотравные степи впоследствии, в период стадийного похолодания (во вторую половину формирования слоя 11.2), сменились перигляциальными разнотравно-злаковыми степями с кустарниковыми зарослями из ольховника (*Alnaster fruticosus* / *Duschekia fruticosa*), можжевельника (*Juniperus*) и волчегородника (*Daphne mezereum*).

Исследование финансировалось Российским научным фондом (проект №14-50-00036), Н.С. Болиховской и С.С. Фаустовым получена финансовая поддержка также по теме госбюджета «Палеоклиматы, развитие природной среды и долгосрочное прогнозирование ее изменений» (ГЗ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Болиховская Н.С. Эволюция лёссово-почвенной формации Северной Евразии. М., 1995. 270 с. [*Bolikhovskaya N.S. Evolyutsiya lessovo-pochvennoi formatsii Severnoi Evrazii*. М., 1995. 270 s.].
- Болиховская Н.С., Деревянко А.П., Шуньков М.В., Маркин С.В., Соболев В.М. Палеогеографические особенности развития плейстоценовой растительности и климата Алтая и Восточного Предкавказья в эпохи обитания древнего человека // Проблемы палеогеографии и стратиграфии плейстоцена. Вып. 3. (Мат-лы Всерос. науч. конф. «Марковские чтения 2010 года»). М., 2011. С. 373–418 [*Bolikhovskaya N.S., Derevyanko A.P., Shun'kov M.V., Markin S.V., Sobolev V.M. Paleogeograficheskie osobennosti razvitiya pleistotsenoi rastitel'nosti i klimata Altaya i Vostochnogo Predkavkaz'ya v epokhi obitaniya drevnego cheloveka // Problemy paleogeografii i stratigrafii pleistotsena*. Вып. 3. (Mat-ly Vseros. nach. konf. «Markovskie chteniya 2010 goda»). М., 2011. S. 373–418].
- Болиховская Н.С., Маркин С.В. Климатостратиграфическое расчленение отложений стоянки Каминная и позднеледниковые этапы развития растительности Северо-Западного Алтая // Мат-лы Третьего Всерос. совещ. по изучению четвертичного периода. Смоленск, 2002. Т. 1. С. 18–20 [*Bolikhovskaya N.S., Markin S.V. Klimatostratigraficheskoe raschlenenie otlozhenii stoyanki Kaminnaya i pozdnelednikovye etapy razvitiya rastitel'nosti Severo-Zapadnogo Altaya // Mat-ly Tre't'ego Vseros. soveshch. po izucheniyu chetvertichnogo perioda*. Smolensk, 2002. T. 1. S. 18–20].
- Болиховская Н.С., Шуньков М.В. Климатостратиграфическое расчленение древнейших отложений раннепалеолитической стоянки Карамы // Археология, этнография и антропология Евразии. Новосибирск, 2005. Вып. 3. С. 34–51 [*Bolikhovskaya N.S., Shun'kov M.V. Klimatostratigraficheskoe raschlenenie drevneishikh otlozhenii rannepaleoliticheskoi stoyanki Karama // Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii*. Novosibirsk, 2005. Vyp. 3. S. 34–51].
- Болиховская Н.С., Шуньков М.В. Палеогеографические особенности развития растительности и климата Северо-Западного Алтая в плейстоцене // Археология, этнография и антропология Евразии. 2014. № 2 (58). С. 2–17 [*Bolikhovskaya N.S., Shun'kov M.V. Paleogeograficheskie osobennosti razvitiya rastitel'nosti i klimata Severo-Zapadnogo Altaya v pleistotsene // Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii*. 2014. № 2 (58). S. 2–17].
- Деревянко А.П. Верхний палеолит в Африке и Евразии и формирование человека современного анатомического типа. Новосибирск, 2011. 560 с. [*Derevyanko A.P. Verkhniy paleolit v Afrike i Evrazii i formirovanie cheloveka sovremennogo anatomicheskogo tipa*. Novosibirsk, 2011. 560 s.].
- Деревянко А.П., Болиховская Н.С., Маркин С.В., Соболев В.М. Палеогеография финала плейстоцена среднегорной зоны Северо-Западного Алтая // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск, 2000. Вып. 2. С. 154–161 [*Derevyanko A.P., Bolikhovskaya N.S., Markin S.V., Sobolev V.M. Paleogeografiya finala pleistotsena srednegornoi zony Severo-Zapadnogo Altaya // Problemy rekonstruktsii klimata i prirodnoi sredy golotsena i pleistotsena Sibiri*. Novosibirsk, 2000. Vyp. 2. S. 154–161].
- Деревянко А.П., Болиховская Н.С., Форонова И.В., Круковер А.А., Соболев В.М., Ефремов С.А., Цынерт И.И., Маркин С.В. Стратиграфия и условия формирования

- плейстоценовых отложений в пещере Каминная // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск, 1998. С. 30–36 [Derevyanko A.P., Bolikhovskaya N.S., Foronova I.V., Krukover A.A., Sobolev V.M., Efremov S.A., Tsynert I.I., Markin S.V. Stratigrafiya i usloviya formirovaniya pleistotsenovykh otlozhenii v peshchere Kaminnaya // Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredel'nykh territorii. Novosibirsk, 1998. S. 30–36].
- Деревянко А.П., Малаева Е.М., Шуньков М.В. Развитие растительности низкогорного пояса Алтая в плейстоцене // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск, 2000. Вып. 2. С. 162–174 [Derevyanko A.P., Malaeva E.M., Shun'kov M.V. Razvitie rastitel'nosti nizkogornogo poyasa Altaya v pleistotsene // Problemy rekonstruktsii klimata i prirodnoi sredy golotsena i pleistotsena Sibiri. Novosibirsk, 2000. Vyp. 2. S. 162–174].
- Деревянко А.П., Малаева Е.М., Шуньков М.В., Попова С.М., Куликов О.А. Условия формирования, палинология и возраст рыхлых отложений долины р. Ануй в районе Денисовой пещеры // Проблемы палеоэкологии, геологии и археологии палеолита Алтая. Новосибирск, 1998. С. 14–26 [Derevyanko A.P., Malaeva E.M., Shun'kov M.V., Popova S.M., Kulikov O.A. Usloviya formirovaniya, palinologiya i vozrast rykhlykh otlozhenii doliny r. Anui v raione Denisovoi peshchery // Problemy paleoekologii, geologii i arkheologii paleolita Altaya. Novosibirsk, 1998. S. 14–26].
- Камелин Р.В., Куцев М.Г., Тихонов Д.В., Шауло Д.Н., Шмаков А.И., Viane R.L.L. Флора Алтая. Барнаул, 2005. Т. 1. 340 с. [Kamelin R.V., Kutsev M.G., Tikhonov D.V., Shaulo D.N., Shmakov A.I., Viane R.L.L. Flora Altaya. Barnaul, 2005. T. 1. 340 s.].
- Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с. [Kuminova A.V. Rastitel'nyi pokrov Altaya. Novosibirsk, 1960. 450 s.].
- Малаева Е.М. Об изменчивости климатического режима Горного Алтая в позднем плейстоцене и палеогляциологических реконструкциях // Геоморфология. 1995. № 1. С. 51–60 [Malaeva E.M. Ob izmenchivosti klimaticheskogo rezhima Gornogo Altaya v pozdnem pleistotsene i paleoglyatsiologicheskikh rekonstruktsiyakh // Geomorfologiya. 1995. № 1. S. 51–60].
- Малаева Е.М. Палинология отложений разреза палеолитической стоянки Усть-Каракол-1 // Палеоэкология плейстоцена и культуры каменного века Северной Азии и сопредельных территорий. Новосибирск, 1998. Т. 1. С. 221–230 [Malaeva E.M. Palinologiya otlozhenii razreza paleoliticheskoi stoyanki Ust'-Karakol-1 // Paleoekologiya pleistotsena i kul'tury kamennogo veka Severnoi Azii i sopredel'nykh territorii. Novosibirsk, 1998. T. 1. S. 221–230].
- Медникова М.Б. К антропологии древнейшего населения Алтая: проксимальная фаланга стопы из раскопок Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. 2011. № 1. С. 129–138 [Mednikova M.B. K antropologii drevneishego naseleniya Altaya: proksimal'naya falanga stopy iz raskopok Denisovoi peshchery // Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii. 2011. № 1. S. 129–138].
- Медникова М.Б., Добровольская М.В., Виола Б., Лавренюк А.В., Казанский П.Р., Шкловер В.Я., Шуньков М.В., Деревянко А.П. Радиологическая микроскопия фаланги руки девочки из Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. 2013. № 3. С. 120–125 [Mednikova M.B., Dobrovolskaya M.V., Viola B., Lavrenyuk A.V., Kazanskii P.R., Shklover V.Ya., Shun'kov M.V., Derevyanko A.P. Radiologicheskaya mikroskopiya falangi ruki devochki iz Denisovoi peshchery // Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii. 2013. № 3. S. 120–125].
- Огуреева Г.Н. Ботаническая география Алтайского края. М., 1980. 180 с. [Ogureeva G.N. Botanicheskaya geografiya Altaiskogo kraia. M., 1980. 180 s.].
- Природная среда и человек в палеолите Горного Алтая / А.П. Деревянко, М.В. Шуньков, А.К. Агаджанян, Г.Ф. Барышников, Е.М. Малаева, В.А. Ульянов, Н.А. Кулик, А.В. Постнов, А.А. Анойкин. Новосибирск, 2003. 448 с. [Prirodnaya sreda i chelovek v paleolite Gornogo Altaya / A.P. Derevyanko, M.V. Shun'kov, A.K. Agadzhanyan, G.F. Baryshnikov, E.M. Malaeva, V.A. Ul'yanov, N.A. Kulik, A.V. Postnov, A.A. Anoinin. Novosibirsk: Izd-vo IAET SO RAN, 2003. 448 s.].
- Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева И.Ф., Чередникова Ю.С. Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск, 1980. 336 с. [Smagin V.N., Il'inskaya S.A., Nazimova D.I., Novosel'tseva I.F., Cherednikova Yu.S. Tipy lesov gor Yuzhnoi Sibiri. Novosibirsk, 1980. 336 s.].
- Ульянов В.А., Козликин М.Б., Шуньков М.В. Строение разреза плейстоценовых отложений в восточной галерее Денисовой пещеры (по данным раскопок 2015 года) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск, 2015. Т. XXI. С. 157–160 [Ul'yanov V.A., Kozlikin M.B., Shun'kov M.V. Stroenie razreza pleistotsenovykh otlozhenii v vostochnoi galeree Denisovoi peshchery (po dannym raskopok 2015 goda) // Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredel'nykh territorii. Novosibirsk, 2015. T. XXI. S. 157–160].
- Krause J., Fu Q., Good J., Viola B., Shunkov M.V., Derevyanko A.P., Pääbo S. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia // Nature. 2010. Vol. 464. P. 894–897.
- Prüfer K., Racimo F., Patterson N., Jay F., Sankararaman S., Sawyer S., Heinze A., Renaud G., Sudmant P.H., Filippov C., Li H., Mallick S., Dannemann M., Fu Q., Kircher M., Kuhlwilm M., Lachmann M., Meyer M., Ongyerth M., Siebauer M., Theunert C., Tandon A., Moorjani P., Pickrell J., Mullikin J.C., Vohr S.H., Green R.E., Hellmann I., Johnson P.L.F., Blanche H., Cann H., Kitzman J.O., Shendure J., Eichler E.E., Lein E.S., Bakken T.E., Golovanova L.V., Doronichev V.B., Shunkov M.V., Derevyanko A.P., Viola B., Slatkin M., Reich D., Kelso J., Pääbo S. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains // Nature. 2014. Vol. 505. N. 7481. P. 43–49.

Поступила в редакцию / Received 30.01.2017

Принята к публикации / Accepted 18.06.2017

NEW PALYNOLOGICAL DATA FROM THE UNIQUE PALEOLITHIC SITE OF DENISOVA CAVE IN NORTHWEST ALTAI

*N.S. Bolikhovskaya*¹, *M.B. Kozlikin*², *M.V. Shunkov*³, *V.A. Ul'yanov*⁴,
*S.S. Faustov*⁵

Denisova Cave is a multi-stratified archaeological site in Northwest Altai, which appears to be the most promising object for studying prehistoric culture and evolution of natural environment during the Middle and Late Pleistocene in North Eurasia. The sequence of loose sediments at Denisova Cave contains cultural remains dating back to a time period spanning from the early Middle Paleolithic to the Middle Ages. Evidence resulted from the study of Pleistocene sediments in the cave, using a whole range of archaeological, anthropological, paleobotanical and other paleogeographic methods, has been published in a series of monographs, as well as in many scientific papers. This publication presents new palynological data obtained for Pleistocene strata in the East Chamber of the cave in 2016–2017. The results of an in-depth palynological analysis for all layers in the sequence have made it possible to carry out climatostratigraphic subdivision of the Middle and Late Pleistocene deposits, providing characteristics of changes in the composition of palynofloras and reconstructing the main (interglacial and glacial) stages in the evolution of vegetation and climate during their formation. Detailed reconstructions of changes in Pleistocene environments around Denisova Cave are of unquestionable scientific interest, inasmuch as anthropological finds which enabled identification of a new population of hominines, *Homo altaiensis* or Denisovans, using paleogenetic analysis, have been found in the deposits of layer 11 in the East Chamber.

Key words: Altai, Denisova Cave, palynology, Pleistocene, climatostratigraphy, vegetation, climate, environment.

Acknowledgement. The study was performed with financial support of Russian Scientific Foundation (project №14-50-00036), for N.S. Bolikhovskaya and S.S. Faustov also with finding from the government contract «Paleoclimates, development of the natural environment and long-term forecasting of its changes».

¹ Bolikhovskaya Nataliya Stepanovna, M.V. Lomonosov Moscow State University (natbolikh@mail.ru); ² Kozlikin Maxim Borisovich, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (kmb777@yandex.ru); ³ Shunkov Mikhail Vasil'evich, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (shunkov@archaeology.nsc.ru); ⁴ Ul'yanov Vladimir Alexandrovich, M.V. Lomonosov Moscow State University (vauism@gmail.com); ⁵ Faustov Stanislav Stepanovich, M.V. Lomonosov Moscow State University (faustovs@rambler.ru).

УДК 576

МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЭКЗИНЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ МНОГООБРАЗИЯ СТРУКТУРЫ

Н.И. Габараева¹, В.В. Григорьева², П.А. Цинман³

Получены свидетельства, что геном и самоорганизация разделяют контроль над развитием экзины. Известно, что самоорганизация играет значительную роль в живой природе. Ее роль как движущей силы в развитии спородермы очевидна. Одним из преимуществ, предоставляемых самоорганизацией, является высокий уровень изменчивости, внутренне присущий нелинейным системам. Это делает самоорганизацию важным инструментом эволюции.

Ключевые слова: развитие экзины, контроль и движущая сила, самоорганизация.

Удивительное биологическое многообразие сложно устроенной спородермы (многослойной оболочки пыльцевых зерен и спор) – объект изучения палинологии. Однако исследование развития этой структуры представляет общий интерес для биологов, так как здесь возможно проследить «морфогенез в миниатюре» (Heslop-Harrison, 1972), уловить закономерности развития структуры от простого к сложному за короткий период. Кроме того, в ходе развития часто выявляются характеристики структур или целые слои спородермы, которые не заметны в зрелых пыльцевых зернах и спорах, но крайне важны для филогенетических и систематических выводов. Онтогенетические исследования спородермы были начаты за рубежом одновременно с развитием трансмиссионной электронной микроскопии (Dahl et al., 1957; Rowley, 1963; Rowley, Flynn, 1968; Heslop-Harrison, 1963, 1968a,b; Heslop-Harrison, Dickinson, 1968, 1969), а затем были продолжены многочисленными последователями (см. обзор в Blackmore et al., 2007). В нашей стране онтогенетическая палинология была инициирована работами Н.Р. Мейер и соавторов (Мейер, 1971, 1977; Мейер, Бернанд, 1970, 1973; Meyer and Yaroshevskaja, 1976; Мейер-Меликян и др., 2003, 2004), а также С.А. Резниковой (1972, 1975, 1984; Reznikova, Willemse, 1980; Reznikova, Dickinson, 1982) и Т. Д. Суровой (1981, 1985). Особенно важно, что Н.Р. Мейер-Меликян воспитала целую плеяду учеников (по сути, школу), которые успешно работают в области палеопалинологии (Zavialova, Gomankov, 2009; Zavialova et al., 2004, 2010a,b, 2014; Tekleva et al., 2006;

Zavialova, Stephenson, 2006); Tekleva, Krassilov, 2009; Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert, 2011, 2012, 2016; Zavialova, Turnau, 2012; Tekleva, 2015; Tekleva et al., 2015; Tekleva, Haselwander, 2016; Zavialova, Karasev, 2016), а также в области морфологии и ультраструктуры спородермы (Tekleva et al., 2007; Volkova et al., 2013; Yurtseva et al., 2014; Denk, Tekleva, 2014; Tekleva, 2016).

Онтогенетическое направление было продолжено нами (Габараева, 1986a,b, 1987a,b, 1990a,b, 1991, 1997, 2001; Габараева, Хэмсли, 2010; Григорьева, Габараева, 1998, Gabarayeva, 1991, 1995, 1996, 2000, 2014; Zavada, Gabarayeva, 1991; Gabarayeva, Rowley, 1994; Gabarayeva, El-Ghazaly, 1997; Gabarayeva and Grigorjeva, 2002, 2003, 2004, 2010, 2011, 2012, 2014, 2016; Gabarayeva et al., 1998, 2003, 2009a,b, 2010a,b, 2011a,b, 2013a,b, 2014; Grigorjeva, Gabarayeva 2015; Gabarayeva et al., 2016a,b) и московскими исследователями (Zolala, Polevova, 2009; Матвеева и др., 2012; Волкова и др., 2012; Volkova et al., 2013; Polevova, 2015; Volkova et al., 2017). В настоящее время в России онтогенезом спородермы занимается только наша группа, включая В.В. Григорьеву (СПб, БИН РАН) и С.В. Полевою (Москва, МГУ), что отчасти объясняется особой трудоемкостью этого метода, требующего нахождения и обработки материала на многих стадиях развития (без их пропуска). Необходима фиксация материала в течение нескольких лет, а иногда десятилетий, как это было с видом *Persea americana* (Gabarayeva et al., 2010a).

В 60–90-е годы XX в. развитию спородермы (оболочки пыльцевого зерна) было посвящено

¹ Габараева Нина Ильинична – вед. науч. сотр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, докт. биол. наук (1906ng@mail.ru); ² Григорьева Валентина Викторовна – зав. лаб. палинологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, канд. биол. наук (mikhailov_val@mail.ru); ³ Цинман Петр Абрамович – вед. инженер-специалист Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (petr.cinman00@mail.ru).

много онтогенетических ультраструктурных исследований. Необходимо было проследить за развитием этой оболочки, понять процессы, сопровождающие возникновение ее характерной трехмерной структуры и скульптуры. Установлено, что все основные процессы развития спородермы, определяющие рисунок эктэкины, происходят в тетрадном периоде развития, в узком периплазматическом пространстве между каллозной (или иной) оболочкой тетрады и плазматической мембраной микроспор/спор, где формируется гликопротеиновый (с добавлением липополисахаридов) гликокаликс (Pettitt and Jermy, 1974; Rowley and Dahl, 1977; Pettitt, 1979), иначе называемый примэкиновым матриксом (Heslop-Harrison, 1968b; Dickinson, 1976). Первый термин отражает его химический состав, а второй подчеркивает тот факт, что этот слой представляет собой основу (своего рода строительные леса) для формирования экзины. Наиболее важную роль для детерминации структуры будущей эктэкины играет именно тетрадный период, а в посттетрадном периоде идет лишь утолщение элементов эктэкины вследствие массового отложения спорополленина, а также происходит формирование эндэкины (несколько иная – центрифугальная – последовательность заложения слоев экзины и оболочек тетрад характерна для спор споровых растений) (Gabarayeva and Hemsley, 2006).

Механизмы формирования экзины

Несмотря на многочисленные исследования, знание о механизмах возникновения многообразия архитектоники экзины оставалось скудным. Как возникает это многообразие? Часто наблюдаемая видоспецифичность рисунка экзины предполагает геномную детерминацию паттерна экзины. Проведение работ с мутантами *Arabidopsis thaliana* (например Ariizumi and Toriyama 2011; Dobritsa et al., 2011; Quilichini et al., 2015) позволило установить, что в развитии экзины принимают участие более 100 генов (Blackmore et al., 2007). Однако по мере накопления фактов стало ясно, что *нечто* вмешивается в точные и прямые указания генома, приводя к появлению сходных паттернов у генетически далеких таксонов и резко различных паттернов у генетически близких видов. Впервые мнение о природе этого загадочного фактора было высказано Heslop-Harrison (1972) и Герасимовой-Навашиной (1973): они предположили, что это физико-химические процессы самоорганизации. Эти процессы носят нелинейный (спастический) характер: при весьма существенном изменении параметров в таких

системах может не происходить никаких изменений, а при малейшем изменении (например, концентрации входящих веществ) структура системы может скачкообразно измениться.

Эта идея была подхвачена и получила развитие (Hemsley et al., 1992; Gabarayeva, 1993; Collinson et al., 1993; Hemsley et al., 1994, 1996), а позднее была предложена гипотеза формирования экзины в мицеллярной системе периплазматического пространства спор/микроспор как коллоидного кристалла (Gabarayeva, Hemsley 2006; Hemsley, Gabarayeva 2007). Мицеллы (надмолекулярные агрегаты дифильных веществ, у которых «головная часть» молекулы гидрофильная, а «хвост» гидрофобный) образуются путем самоорганизации в растворах поверхностно-активных веществ при повышении их концентрации. Эта идея возникла из-за сходства основных исходных элементов экзин всех видов растений и фаз мицелл (точнее – мезофаз, т.е. псевдофаз). Мезофаза – агрегатное состояние вещества, промежуточное между жидкостью и твердым телом. Все многообразие экзин складывается из разных сочетаний всего лишь нескольких «строительных элементов»: сферических (гранулы), палочковидных (столбики, изогнутые столбики, длинные извитые столбики – «вермишелины»), слоев параллельных (и не очень) друг другу столбиков, однородных (и не очень) слоев или набора ламелл. Что же возникает в мицеллярных системах по мере повышения концентрации входящих веществ? Те же самые структуры: сначала сферические мицеллы (первая мезофаза); они преобразуются в цилиндрические (вторая мезофаза); затем появляются либо слои параллельных прямых/изогнутых цилиндров-столбиков (гексагональная мезофаза), либо длинные извитые шнуры (стринги); затем ламинатные мицеллы (пластинчатая мезофаза) – бислои, разделенные промежутком с поддерживающей жидкостью. Две последние мезофазы жидкокристаллические.

Это поразительное «передразнивание» основных элементов экзин в области мицеллярной самоорганизации коллоидов не может быть случайным. Наши подробные исследования развития спородермы растений из отдаленных групп (около 30 видов) показали, что у всех развитие проходит по одному плану, но с вариациями: в начале тетрадного периода, когда зарождается гликопротеиновый гликокаликс (основа для развития спородермы), появляются сферические единицы (сферические мицеллы), они самоорганизуются в палочки-колумеллы (цилиндрические мицеллы), а последние – в слои гексагонально упаков-

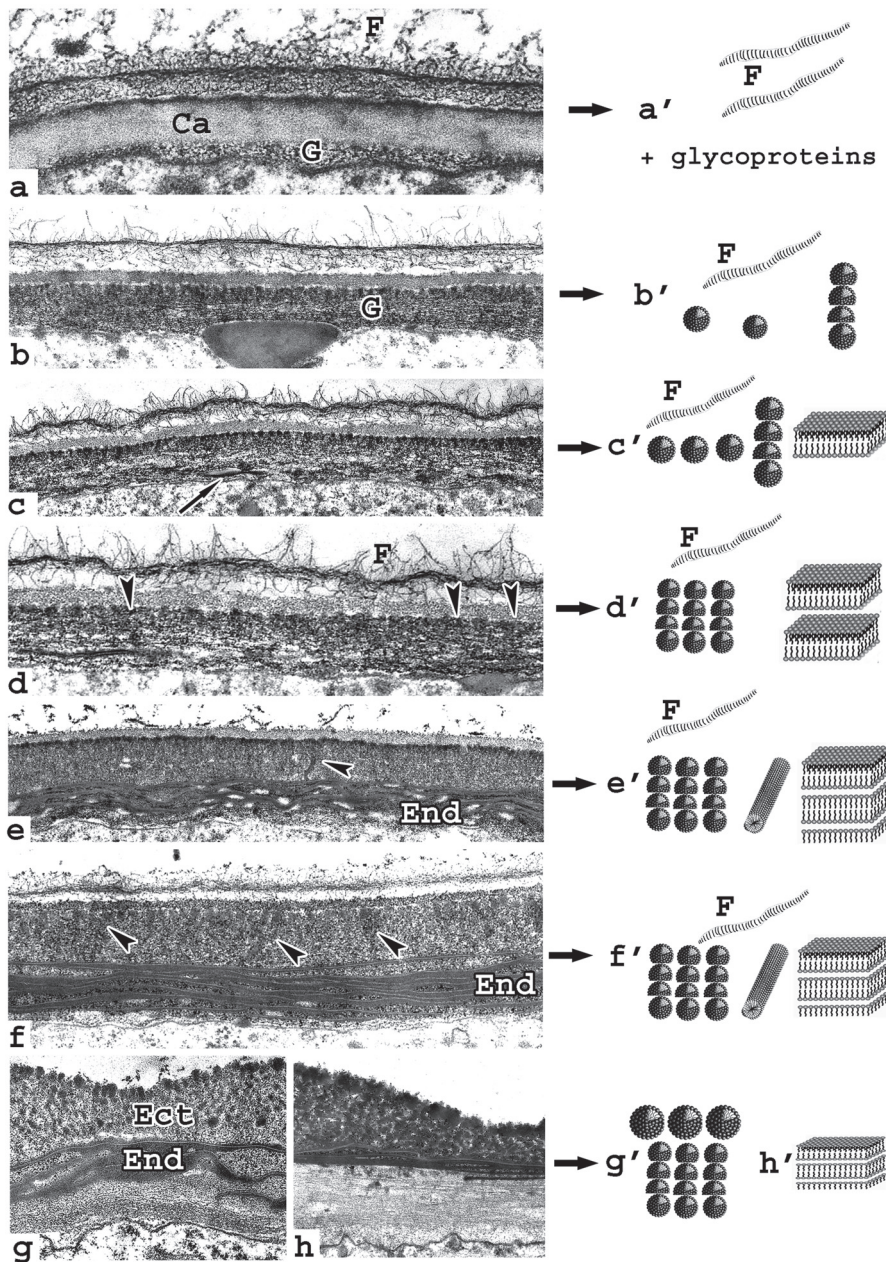


Рис. 1. Суммарная полусхема, показывающая главные стадии развития экзины у *Larix decidua* (левая колонка) и соответствующую последовательность мицеллярных мезофаз (правая колонка); а – начало тетрадного периода. Между каллозой (Ca) и плазмалеммой появляется слой гликокаликса (G) – основы для развития экзины; F – филаменты на поверхности тетрады; а' – период накопления гликопротеинов в периплазматическом пространстве. Филаменты (здесь и на следующих стадиях) соответствуют длинным цилиндрическим мицеллам; b – средняя тетрадная стадия. Слой гликокаликса хорошо выражен, на его поверхности – сферические единицы, кое-где организованные в столбцы; b' соответствуют сферическим мицеллам, а кое-где формам, переходным (транзитивным) к цилиндрическим мицеллам; c – чуть более поздняя стадия средней тетрады. Новые элементы – зачатки первой ламеллы эндэксины (стрелка); c' – те же мицеллярные мезофазы в эктэксине и появление первой ламинатной мицеллы у плазмалеммы; d – конец средней тетрадной стадии. Число сферических единиц гликокаликса, выстроенных в столбцы, увеличилось (головки стрелок). Удлинились и примордиальные ламеллы эндэксины; d' – увеличение транзитивных мицелл в эктэксине и фрагментов ламинатных мицелл в области будущей эндэксины; e – поздняя тетрадная стадия. Эндэксина (End) состоит из нескольких ламелл, в эктэксине, кроме множества сферических элементов-гранул, присутствуют отдельные кривые колумеллы (головка стрелки); e' – случайные искривленные колумеллы в эктэксине соответствуют искривленным цилиндрическим мицеллам, ламеллы эндэксины основаны на ламинатных мицеллах; f – распадающаяся тетрада. Все элементы экзины выражены ярче, число колумелло-подобных структур в эктэксине увеличилось. Белые линии в ламеллах эндэксины хорошо заметны; f' – основа всех элементов экзины (те же мицеллярные мезофазы, что и на предыдущей стадии); g, h, g', h' – в пост-тетрадном периоде новых структур в эксине не образуется, происходит лишь массовая аккумуляция спорополленина на уже имеющихся, особенно на наружных сферических единицах эктэксины (g') и уплотнение всех слоев вследствие роста объема цитоплазмы (h, h')

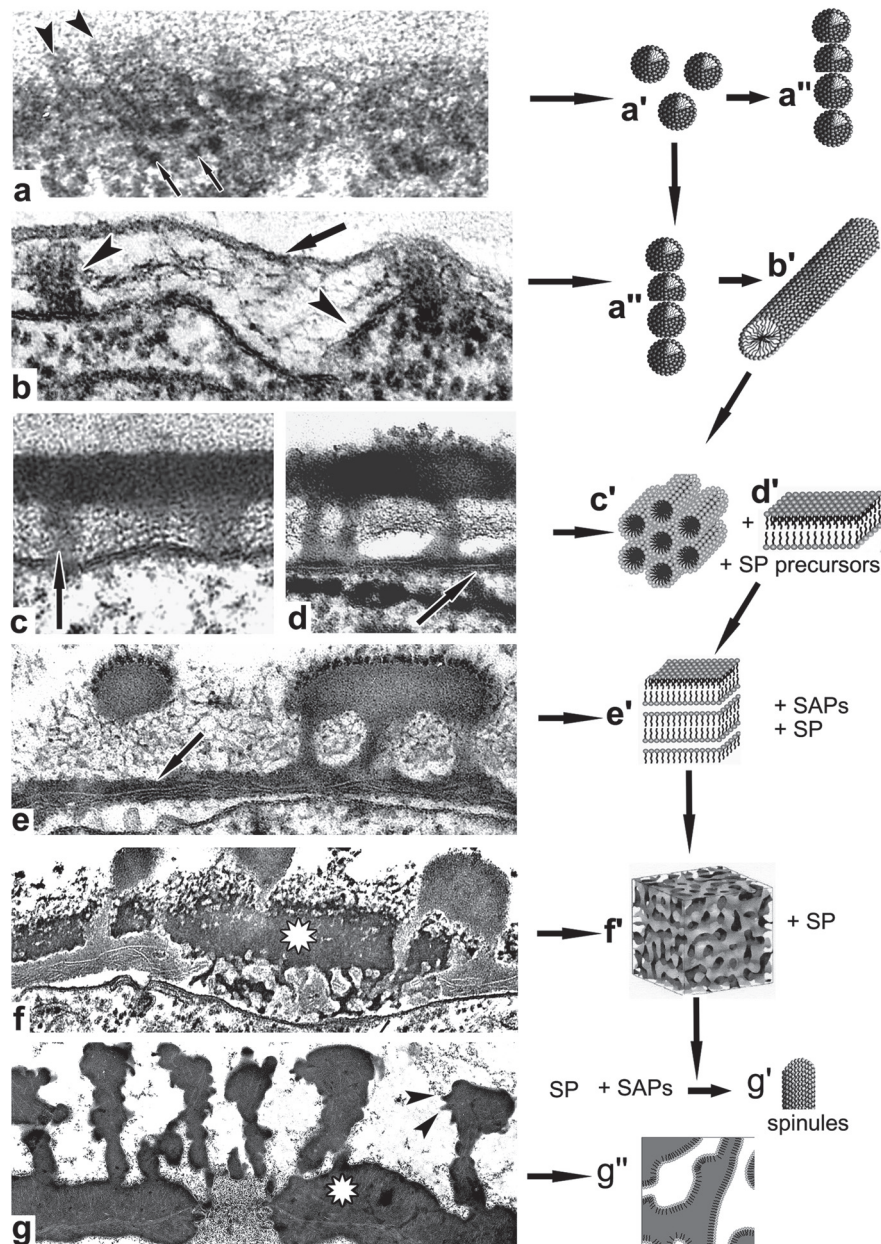


Рис. 2. Суммарная полусхема, показывающая главные стадии развития экзины у *Polemonium caeruleum* (левая колонка) и соответствующую последовательность мицеллярных мезофаз (правая колонка); (a–c) – тетрадные стадии развития; a – ранняя тетрадная стадия. В развивающемся гликокаликсе видны сферические единицы (стрелки), ближе к поверхности перестраивающиеся в столбцы (головки стрелок), им соответствуют сферические мицеллы (a') и переходная мезофаза в виде колонок сферических мицелл (a''); b – средняя тетрадная стадия. Столбцы сферических элементов (головка стрелки справа) самоорганизуются в комплексную цилиндрическую структуру (проколумеллу – левая головка стрелки). Инициальный тектум (стрелка). Эти элементы соответствуют транзитивным мицеллам (a'') и цилиндрическим мицеллам (b'); c – поздняя тетрадная стадия. Проколумеллы (стрелка) и тектум хорошо различимы благодаря инициальной аккумуляции спорополленина. В основе колумелл – пучок цилиндрических мицелл (c'); d – стадия распадающейся тетрады. Появление первой ламеллы эндэзины с центральной белой линией (стрелка), возникшей на основе первой ламинатной мицеллы (d'); e – стадия средней свободной микроспоры. Эндэзина состоит из нескольких ламелл, видимых благодаря белым линиям. Они возникли на основе ламинатных мицелл с их промежутками между бислоями (e'), которые видны в ТЭМ как белые линии. На поверхности тектума видны спорополленин-акцепторные частицы (SAPs) – места будущих шипиков; f – стадия поздней свободной микроспоры. Появление губчатого слоя снаружи эндэзины (звездочка), возникающего на основе губчатой мицеллярной мезофазы (f'); g – почти зрелая экзина, включающая прерывистый тектум, колумеллы и очень толстый подстиляющий слой (звездочка), прерывающийся в области апертур. Ламеллы эндэзины видны благодаря белым линиям. Шипики (головки стрелок) возникли на местах SAPs как короткие цилиндрические мицеллы (g'). Вся эктэзина пронизана микроканалами, возникшими в полужидкой (на этой стадии) эктэзине на основе гидрофильно-гидрофобной биконтинуальной структуры (g'')

ванных палочковидных элементов (в случае колумеллятной эктэскины); затем образуются бислои, разделенные промежутком – ламинатные мицеллы (ламеллы), характерные для ламеллятной эндэскины, причем промежутки между ними видны как хорошо известные «белые линии». У разных видов некоторые мезофазы могут выпадать или, наоборот, возникать дополнительные (нами названы только основные), особенно у спор, строение спородермы которых проще, чем у пыльцы. После аккумуляции спорополнения на мицеллах эскина представляет собой «застывшую историю» ее образования как мицеллярной последовательности, увековеченную химически инертным полимером (Габараева, Хэмсли, 2010). Разумеется, точный химический состав и концентрация всех ингредиентов в периплазматическом пространстве при развитии эскины находятся под контролем генома, т.е. часть механизмов детерминации структуры эскины в ходе ее развития составляет прямой геномный контроль, а часть опосредована через самоорганизацию, на волю которой отпущена значительная доля процессов (Габараева, 2014).

Возможность участия самоорганизации в развитии спор и пыльцы обсуждалась в обзоре Wellman (2004). Для выявления роли самоорганизации в развитии эскины мы провели ряд экспериментов по моделированию структуры эскины *in vitro* в коллоидных растворах веществ (аналогичных природным в периплазматическом пространстве микроспор), когда влияние генома полностью снято (Gabaraeva, Grigorjeva, 2013, 2016). В ходе этих экспериментов было доказано, что «чистая» самоорганизация, освобожденная от регулирующего влияния генома, способна создавать паттерны, очень схожие с развивающимся гликокаликсом и отдельными слоями эскины. Мы получили целый спектр моделей (симулятов), ко-

торые имитируют различные структуры эскины, целые ее слои, а также элементы скульптуры.

Наши новые исследования посвящены двум видам: *Larix decidua* (*Pinaceae*) и *Polemonium caeruleum* (*Polemoniaceae*). Методики исследования разработаны ранее (Габараева 2014; Gabaraeva, Grigorjeva, 2016). Исследование развития эскины голосеменного *Larix decidua* показало, что все развитие гранулярной эктэскины этого вида идет на основе сферических единиц-мицелл, тогда как развитие ламеллятной эндэскины – на основе ламинатных мицелл (рис. 1). Сферические гранулы эктэскины явно аранжированы в колумелло-подобные, несколько искривленные структуры, местами переходящие в настоящие кривоватые колумеллы (рис. 1 e, f). Это явление отражает известное свойство неравновесности мицеллярных систем, в которых возможны местные флуктуации – переход основной мезофазы в следующую (в данном случае – сферических мицелл в цилиндрические). Проведенные нами эксперименты *in vitro* по получению симулятов эктэскины и эндэскины *Larix decidua* на разных стадиях развития из самоорганизующихся мицеллярных растворов подтвердили участие самоорганизации в развитии спородермы.

Исследование развития эскины покрытосеменного *Polemonium caeruleum* показало, что последовательность возникающих структур, как и в случае голосеменного *Larix decidua*, соответствует последовательности самоорганизующихся мицеллярных мезофаз, несмотря на значительную разницу в структуре эскины зрелых микроспор (рис. 2). То же явление наблюдалось нами в онтогенезе всех ранее исследованных видов. Разумеется, каждый вид имеет свои особенности развития, однако все они укладываются в пределы вариаций самоорганизующихся мицеллярных систем.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-04-0517а (методологическая часть) и обеспечена в рамках исследовательского проекта Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 0126-2014-0006 (аналитическая часть и использование ТЭМ Hitachi H-600 и ультратома LKB).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Волкова О.А., Северова Е.Э., Полевова С.В. Развитие спородермы пыльцевых зерен *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2012. Т. 117. № 5. С. 57–63 [Volkova O.A., Severova E.E., Polevova S.V. Razvitie sporodermi pyl'tsevykh zeren *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2012. T. 117. № 5. S. 57–63].
- Габараева Н.И. Развитие эскины у *Michelia fusca-ta* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986а. Т. 71. № 3. С. 311–322 [Gabaraeva N.I. Razvitie ekziny u *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) v svyazi s izmeneniyami tsitoplazmaticheskikh organell mikrospor i tapetuma // Bot. zhurn. 1986a. T. 71. № 3. S. 311–322].

- Габараева Н.И. Ультраструктурное исследование развития интины *Michelia fuscata* (Magnoliaceae) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 416–428 [Gabaraeva N.I. Ul'trastrukturnoe issledovanie razvitiya intiny *Michelia fuscata* (Magnoliaceae) v svyazi s izmeneniyami tsitoplazmaticheskikh organell mikrospor i tapetuma // Bot. zhurn. 1986. T. 71. № 4. S. 416–428].
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) в течение тетрадного периода: построение примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 3. С. 281–290 [Gabaraeva N.I. Ul'trastruktura i razvitie sporodermы *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) v techenie tetradnogo perioda: postroenie primekziny v svyazi s deyatel'nost'yu tsitoplazmaticheskikh organell // Bot. zhurn. 1987a. T. 72. № 3. S. 281–290].
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие ламелл эндэкзины у *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) в связи с вопросом о наличии эндэкзины у примитивных покрытосеменных // Ботанический журнал. 1987б. Т. 72. № 10. С. 1310–1317 [Gabaraeva N.I. Ul'trastruktura i razvitie lamell endekziny u *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) v svyazi s voprosom o nalichii endekziny u primitivnykh pokrytosemennykh // Bot. zhurn. 1987b. T. 72. № 10. S. 1310–1317].
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие оболочки пыльцевого зерна *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae): построение интины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987в. Т. 72. № 11. С. 1470–1477 [Gabaraeva N.I. Ul'trastruktura i razvitie obolochki pyl'tsevogo zerna *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae): postroenie intiny v svyazi s deyatel'nost'yu tsitoplazmaticheskikh organell // Bot. zhurn. 1987v. T. 72. № 11. S. 1470–1477].
- Габараева Н.И. О месте синтеза предшественников спорополленина в развивающихся пыльцевых зернах представителей семейства Magnoliaceae // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 6. С. 783–791 [Gabaraeva N.I. O meste sinteza predshestvennikov sporopollenina v razvivayushchikhsya pyl'tsevykh zernakh predstavitelei semejstva Magnoliaceae // Bot. zhurn. 1990a. T. 75. № 6. S. 783–791].
- Габараева Н.И. Гипотетические пути детерминации структуры экзины // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 10. С. 1353–1362 [Gabaraeva N.I. Gipoteticheskie puti determinatsii struktury ekziny // Bot. zhurn. 1990b. T. 75. № 10. S. 1353–1362].
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие экзины и орбикул у *Magnolia delavayi* (Magnoliaceae) в тетрадном и начале посттетрадного периода // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 10–19 [Gabaraeva N.I. Ul'trastruktura i razvitie ekziny i orbikul u *Magnolia delavayi* (Magnoliaceae) v tetradnom i nachale posttetradnogo perioda // Bot. zhurn. 1991. T. 76. № 1. S. 10–19].
- Габараева Н.И. Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса Magnoliidae: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1997. 46 с. [Gabaraeva N.I. Ul'trastrukturnye osnovy razvitiya sporodermы predstavitelei dvudol'nykh podkl-
assa Magnoliidae: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. SPb., 1997. 46 s.].
- Габараева Н.И. Теоретические предпосылки возникновения отклонений в развитии оболочки пыльцы / Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеоэкологические реконструкции. Тр. междунар. сем. СПб., 2001. С. 49–61 [Gabaraeva N.I. Teoreticheskie predposylki vzniknoveniya otklonenii v razvitanii obolochki pyl'tsy / Pyl'tsa kak indikator sostoyaniya okruzhayushchei sredy i paleoekologicheskie rekonstruktsii. Tr. mezhduнар. sem. SPb., 2001. S. 49–61].
- Габараева Н.И. Роль генетического контроля и самоорганизации в онтогенезе спородермы гаметофита: гипотезы и эксперимент. Онтогенез. 2014. Т. 45. № 4. С. 219–239 [Gabaraeva N.I. Rol' geneticheskogo kontrolya i samoorganizatsii v ontogeneze sporodermы gametofita: gipotezy i eksperiment. Ontogenez. 2014. T. 45. № 4. S. 219–239].
- Габараева Н.И., Хэмсли А.Р. Формирование паттерна в микрокосме: роль самоорганизации в развитии сложных оболочек биологических объектов // Журн. общ. биол. Т. 71. № 4. С. 310–336 [Gabaraeva N.I., Khemsli A.R. Formirovanie patterna v mikrokosme: rol' samoorganizatsii v razvitanii slozhnykh obolochek biologicheskikh objektov // Zhurn. obshch. biol. T. 71. № 4. S. 310–336].
- Герасимова-Навашина Е.Н. Физико-химическая природа формирования примэкзины в пыльцевых зернах покрытосеменных // Эмбриология покрытосеменных. Кишинев, 1973. С. 57–70 [Gerasimova-Navashina E.N. Fiziko-khimicheskaya priroda formirovaniya primekziny v pyl'tsevykh zernakh pokrytosemennykh // Embriologiya pokrytosemennykh. Kishinev, 1973. S. 57–70].
- Григорьева В.В., Габараева Н.И. Динамика клеточных компонентов развивающихся микроспор в ходе формирования экзины у *Stangeria eriopus* (Stangeriaceae): стереологическое исследование // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 1–11 [Grigor'eva V.V., Gabaraeva N.I. Dinamika kletochnykh komponentov razvivayushchikhsya mikrospor v khode formirovaniya ekziny u *Stangeria eriopus* (Stangeriaceae): stereologicheskoe issledovanie // Botan. zhurn. 1998. T. 83. № 12. S. 1–11].
- Матвеева Н.П., Полева С.В., Смирнова А.В., Ермаков И.П. Накопление спорополленина в оболочке микроспоры *Nicotiana tabacum* L. в процессе ее развития // Цитология. 2012. Т. 54. № 2. С. 176–184 [Matveeva N.P., Polevova S.V., Smirnova A.V., Ermakov I.P. Nakoplenie sporopollenina v obolochke mikrospory *Nicotiana tabacum* L. v protsesse ee razvitiya // Tsitologiya. 2012. T. 54. № 2. S. 176–184].
- Мейер Н.Р. О развитии оболочек пыльцевого зерна покрытосеменных растений // Морфология цветковых растений. М., 1971. С. 85–94 [Meier N.R. O razvitanii obolochek pyl'tsevogo zerna pokrytosemennykh rastenii // Morfologiya tsvetkovykh rastenii. M., 1971. S. 85–94].
- Мейер Н.Р. Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1977. 48 с. [Meier N.R. Sravnitel'no-morfologicheskie issledovaniya razvitiya i ul'trastrukturnye osnovy razvitiya sporodermы golosemennykh i primitivnykh pokrytosemennykh. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. L., 1977. 48 s.].

- Мейер Н.Р., Бернад В.В. О развитии оболочек пыльцевых зерен сосны // Вестн. Моск. ун-та 1970. № 5. С. 49–53 [Meier N.R., Bernard V.V. O razvitií obolochek pyl'tsevykh zeren sosny // Vestn. Mosk. un-ta. 1970. № 5. S. 49–53].
- Мейер Н.Р., Бернад В.В. Электронно-микроскопическое исследование формирования пыльцевых зерен *Pinus sylvestris* L., *Juniperus communis* L., *Larix sibirica* Ledeb. // Морфология пыльцы и спор современных растений. Л., 1973. С. 21–24 [Meier N.R., Bernard V.V. Elektronno-mikroskopicheskoe issledovanie formirovaniya pyl'tsevykh zeren *Pinus sylvestris* L., *Juniperus communis* L., *Larix sibirica* Ledeb. // Morfologiya pyl'tsy i spor sovremennykh rastenii. L., 1973. S. 21–24].
- Мейер-Меликян Н.Р., Габараева Н.И., Полевова С.В. Развитие оболочек пыльцевых зерен и накопление споропollenина // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 3. С. 373–381 [Meier-Melikian N.R., Gabarayaeva N.I., Polevova S.V. Razvitie obolochek pyl'tsevykh zeren i nakoplenie sporopollenina // Fiziologiya rastenii. 2003. T. 50. № 3. S. 373–381].
- Мейер-Меликян Н.Р., Бовина И.Ю., Косенко Я.В., Полевова С.В., Северова Е.Э., Теклева М.В., Токарев П.И. Атлас пыльцевых зерен астровых Asteraceae. М., 2004. 240 с. [Meier-Melikian N.R., Bovina I.Yu., Kosenko Ya.V., Polevova S.V., Severova E.E., Tekleva M.V., Tokarev P.I. Atlas pyl'tsevykh zeren astrovykh Asteraceae. M., 2004. 240 s.].
- Резникова С.А. Микроспорогенез в культуре изолированных пыльников *Lilium candidum* L. // Докл. АН СССР. 1972. Т. 203. № 3. С. 717–720 [Reznikova S.A. Mikrospirogenез v kul'ture izolirovannykh pyl'nikov *Lilium candidum* L. // Dokl. AN SSSR. 1972. T. 203. № 3. S. 717–720].
- Резникова С.А. Закономерности клеточной дифференцировки при микроспоро- и гаметогенезе (на примере *Lilium candidum* L.). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1975. 48 с. [Reznikova S.A. Zakonomernosti kletочноi differentsirovki pri mikrosporo- i gametogeneze (na primere *Lilium candidum* L.). Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. M., 1975. 48 s.].
- Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 266 с. [Reznikova S.A. Tsitologiya i fiziologiya razvivayushchegosya pyl'nika. M., 1984. 266 s.].
- Сулова Т.Д. Развитие спор папоротника *Aneimia phyllitidis* (Schizaeaceae). Мембранные контакты в процессе формирования экзины // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 372–379. [Surova T.D. Razvitie spor paparotnika *Aneimia phyllitidis* (Schizaeaceae). Membrannye kontakty v protsesse formirovaniya ekziny // Bot. zhurn. 1981. T. 66. № 3. S. 372–379].
- Сулова Т.Д. Морфология и развитие спор представителей семейства Schizaeaceae Kaulf. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 17 с. [Surova T.D. Morfologiya i razvitie spor predstavitelei semeistva Schizaeaceae Kaulf. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. L., 1985. 17 s.].
- Золала Х.А., Полевова С.В., Северова Е.Э. Особенности ультраструктуры спородермы поровых пыльцевых зерен представителей подсемейства Campanuloideae (Campanulaceae). Бот. журн. 2011. Т. 96. № 8. С. 1076–1084 [Zolala Kh.A., Polevova S.V., Severova E.E. Osobenosti ul'trastrukturny sporodermu porovykh pyl'tsevykh zeren predstavitelei podsemeistva Campanuloideae (Campanulaceae). Botanicheskii zhurnal. 2011. T. 96. № 8. S. 1076–1084].
- Ariizumi T., Toriyama K. Genetic regulation on sporopollenin synthesis and pollen exine development // Annual Review of Plant Biology. 2011. Vol. 62. P. 1–24.
- Blackmore S., Wortley A.H., Skvarla J.J., Rowley J.R. Pollen wall development in flowering plants // New Phytologist. 2007. Vol. 174. P. 483–498.
- Collinson M.E., Hemsley A.R., Taylor W.A. Sporopollenin exhibiting colloidal organization in spore walls // Grana. 1993. Supplement 1. P. 31–39.
- Dahl A.O., Rowley, J.R., Stein O.L., Wegstedt L. The intracellular distribution of mass during ontogeny of pollen in *Tradescantia* L. // Experimental Cell Researches. 1957. Vol. 13. P. 31–46.
- Denk T., Tekleva M.V. Pollen morphology and ultrastructure of Quercus with focus on Group Ilex (= Quercus subgenus Heterobalanus (Oerst.) Menitsky): implications for oak systematics and evolution // Grana. Vol. 53. N 4. P. 255–282.
- Dickinson H.G. Common factors in exine deposition / The evolutionary significance of the exine (eds. I.K. Ferguson, J. Muller). L., 1976. P. 67–89.
- Dobritsa A.A., Geanconteri A., Shrestha J. et al. A Large-Scale Genetic Screen in Arabidopsis to Identify Genes Involved in Pollen Exine Production. Plant Physiology (Lancaster). 2011. Vol. 157. P. 947–970.
- Gabarayeva N.I. Patterns of development in primitive angiosperm pollen / Pollen Spores: Patterns of diversification. Oxford, 1991. P. 257–268.
- Gabarayeva N.I. Hypothetical ways of exine pattern determination // Grana. 1993. Vol. 33. supplement 2. P. 54–59.
- Gabarayeva N.I. Pollen wall and tapetum development in Anaxagorea brevipes (Annonaceae): sporoderm substructure, cytoskeleton, sporopollenin precursor particles, and the endexine problem // Review of Palaeobotany and Palynology. 1995. Vol. 85. P. 123–152.
- Gabarayeva N.I. Sporoderm development in Liriodendron chinense (Magnoliaceae): a probable role of the endoplasmic reticulum. Nordic Journal of Botany. 1996. Vol. 16. N 1. P. 1–17.
- Gabarayeva N.I. Principles and recurrent themes in sporoderm development / Pollen and Spores: Morphology and Biology. Kent, 2000. P. 1–17.
- Gabarayeva N.I., El-Ghazaly G. Sporoderm development in *Nymphaea mexicana* (Nymphaeaceae). Plant. Systematics & Evolution. 1997. Vol. 204. P. 1–19.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Exine development in *Stangeria eriopus* (Stangeriaceae): ultrastructure and substructure, sporopollenin accumulation, the equivocal character of the aperture, and stereology of microspore organelles // Review of Palaeobotany and Palynology. 2002. Vol. 122. P. 185–218.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Comparative study of the pollen wall development in *Illicium floridanum* (Illiciaceae) and *Schisandra chinensis* (Schisandraceae) // Taiwan. 2003. Vol. 48. P. 147–167.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva, V.V. Exine development in *Encephalartos altensteinii* (Cycadaceae): ultrastructure, substructure and the modes of sporopollenin accumulation. Review of Palaeobotany and Palynology. 2004. Vol. 132. 175–193.

- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Sporoderm ontogeny in *Chamaedorea microspadix* (Arecaceae): self-assembly as the underlying cause of development // Grana. 2010. Vol. 49. P. 91–114.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Sporoderm development in *Swida alba* (Cornaceae), interpreted as a self-assembling colloidal system // Grana. 2011. Vol. 50. 81–101.
- Gabarayeva N., Grigorjeva V. Sporoderm development and substructure in *Magnolia sieboldii* and other Magnoliaceae: an interpretation // Grana. 2012. Vol. 51. P. 119–147.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Experimental modelling of exine-like structures // Grana. 2013. Vol. 52. N 4. P. 241–257.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Sporoderm and tapetum development in *Eupomatia laurina* (Eupomatiaceae). An interpretation // Protoplasma. 2014. Vol. 251. N 6. P. 1321–1345.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Simulation of exine patterns by self-assembly. // Plant Systematics and Evolution. 2016. Vol. 302. N 8. P. 1135–1156.
- Gabarayeva N.I., Hemsley A.R. Merging concepts: the role of self-assembly in the development of pollen wall structure // Review of Palaeobotany and Palynology. 2006. Vol. 138. P. 121–139.
- Gabarayeva N.I., Rowley J.R. Exine development in *Nymphaea colorata* (Nymphaeaceae) // Nordic Journal of Botany. 1994. Vol. 14. P. 671–691.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Kosenko Y.I. Primexine development in *Passiflora racemosa* Brot. Overlooked aspects of development // Plant Systematics & Evolution. 2013a. Vol. 299. P. 1013–1035.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Kosenko Y.I. Exine development in *Passiflora racemosa* Brot.: post-tetrad period. Overlooked aspects of development // Plant Systematics & Evolution. 2013b. Vol. 299. P. 1037–1055.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Marquez G. Ultrastructure and development during meiosis and the tetrad period of sporogenesis in the leptosporangiate fern *Alsophila setosa* (Cyatheaceae) compared with corresponding stages in *Psilotum nudum* (Psilotaceae) // Grana. 2011a. Vol. 50 N 4. P. 235–262.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Polevova S.V. Exine and tapetum development in *Symphytum officinale* (Boraginaceae). Exine substructure and its interpretation // Plant Systematics and Evolution. 2011b. Vol. 296. P. 101–120.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Polevova S.V. Sporoderm and tapetum ontogeny in *Juniperus communis* (Cupressaceae). Connective structures between tapetum and microspores // Review of Palaeobotany and Palynology. 2014. Vol. 206. P. 23–44.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R. Sporoderm ontogeny in *Cabomba aquatica* (Cabombaceae) // Review of Palaeobotany and Palynology. 2003. Vol. 127. P. 147–173.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R., Hemsley A.R. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). I. Tetrad period: further evidence for the participation of self-assembly processes // Review of Palaeobotany and Palynology. 2009a. Vol. 156. N 1–2. P. 211–232.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R., Hemsley A.R. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). II. Post-tetrad period: further evidence for the participation of self-assembly processes // Review of Palaeobotany and Palynology. 2009b. Vol. 156. N 1–2. P. 233–247.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R. A new look at sporoderm ontogeny in *Persea americana*. Micelles and the hidden side of development // Annals of Botany. 2010a. Vol. 105. P. 939–955.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R. Sporoderm development in *Acer tataricum* (Aceraceae). An interpretation // Protoplasma. 2010b. Vol. 247. N 1–2. P. 65–81.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Blackmore S. Pollen wall substructure and development in *Tanacetum vulgare* (Compositae: Anthemideae): revisiting hypotheses on pattern formation in complex cell walls // International Journal of Plant Science. 2016a. Vol. 177. N 4. P. 347–370.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Polevova S.I., Hemsley A.R. Pollen wall and tapetum development in *Plantago major* L. (Plantaginaceae): assisting self-assembly // Grana. 2017. Vol. 56. N 2. P. 81–111.
- Gabarayeva N.I., Rowley J.R., Skvarla J.J. Exine development in *Borago* (Boraginaceae). 1. Microspore tetrad period // Taiwan. 1998. Vol. 43. N 3. P. 203–214.
- Grigorjeva V.V., Gabarayeva N.I. The development of sporoderm, tapetum and Ubisch bodies in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): self-assembly in action // Review of Palaeobotany and Palynology. 2015. Vol. 219. 1–27.
- Hemsley A.R., Gabarayeva N.I. Exine development: the importance of looking through a colloid chemistry “window” // Plant Systematics & Evolution. 2007. Vol. 263. P. 25–49.
- Hemsley A.R., Collinson M.E., Brain A.P.R. Colloidal crystal-like structure of sporopollenin in the megaspore walls of recent *Selaginella* and similar fossil spores // Botanical Journal of Linnean Society. 1992. Vol. 108. P. 307–320.
- Hemsley A.R., Collinson M.E., Kovach W.L., Vincent B., Williams T. The role of self-assembly in biological systems: evidence from iridescent colloidal sporopollenin in *Selaginella* megaspore walls // Philosophical Transactions of Royal Society London B. 1994. Vol. 345. 163–173.
- Hemsley A.R., Jenkins P.D., Collinson M.E., Vincent B. Experimental modelling of exine self-assembly // Botanical Journal of Linnean Society. 1996b. Vol. 121. P. 177–187.
- Heslop-Harrison J. An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula* // Grana Palynologica. 1963. Vol. 4. P. 7–24.
- Heslop-Harrison J. The emergence of pattern in the cell walls of higher plants // Developmental Biology. 1968a. Supplement 2. P. 118–150.
- Heslop-Harrison J. Wall development within one microspore tetrad of *Lilium longiflorum* // Canadian Journal of Botany. 1968b. Vol. 46, N 10. P. 1185–1192.
- Heslop-Harrison J. Pattern in plant cell walls: morphogenesis in miniature // Proceedings of Royal Institute Great Britain. 1972. Vol. 45. P. 335–351.
- Heslop-Harrison J., Dickinson H.G. A common mode of deposition for the sporopollenin of sexine and nexine // Nature. 1968. Vol. 220. P. 926–927.
- Heslop-Harrison J., Dickinson H.G. Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in *Lilium* // Planta. 1969. Vol. 84. P. 199–214.
- Meyer N.R., Yaroshevskaja A.S. The phylogenetic significance of the development of pollen grain walls in Liliaceae, Juncaceae and Cyperaceae // The evolutionary significance of the exine. L., 1976. P. 91–100.

- Quilichini T.D., Grienenberger E., Douglas C.J.* The biosynthesis, composition and assembly of the outer pollen wall: A tough case to crack // *Phytochemistry*. 2015. Vol. 113. P. 170–182.
- Pettitt J.M.* Ultrastructure and cytochemistry of spore wall morphogenesis / *The experimental biology of ferns*. L., 1979. P. 211–252.
- Pettitt J.M., Jermy A.C.* The surface coats on spores // *Biological Journal of Linnean Society*. 1974. Vol. 6. P. 245–257.
- Polevova S.V.* Ultrastructure and development of sporoderm in *Aristolochia clematitidis* (Aristolochiaceae) // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2015. P. 104–115.
- Reznikova S.A., Dickinson H.G.* Ultrastructural aspects of storage lipid mobilization in the tapetum of *Lilium hybrida* var. *enchantment* // *Planta*. 1982. Vol. 155. P. 400–408.
- Reznikova S.A., Willemse M.T.M.* Formation of pollen in the anther of *Lilium*. 2. The function of surrounding tissues in the formation of pollen and pollen wall // *Acta Botanica Neerlandica*. 1980. Vol. 29. P. 141–156.
- Rowley J.R.* Ubisch body development in *Poa annua* // *Grana Palynologica*. 1963. Vol. 4. P. 25–36.
- Rowley, J.R., Flynn, J.J.* Tubular fibrils and the ontogeny of the yellow water lily pollen grain // *Cell Biology*. 1968. Vol. 39. P. 159.
- Rowley J.R., Dahl A.O.* Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycolyx material // *Pollen Spores*. 1977. Vol. 19. P. 169–284.
- Tekleva M.* Pollen morphology and ultrastructure of several *Gnetum* species: an electron microscopic study // *Plant Systematics and Evolution*. 2016. Vol. 302. № 3. P. 291–303.
- Tekleva M.V.* Bisaccate Pollen of Probable Gnetalean Species and Pollen Diversity in Gnetophytes. *Botanica Pacifica // Journal of plant science and conservation*. 2015. Vol. 4. N 2. P. 117–126.
- Tekleva M.V., Haselwander, R.D.* A methodical and taxonomic study of dispersed oak pollen (Fagaceae) from the Holocene of Rolla, Missouri, USA // *Phytotaxa*. 2016. Vol. 288 N 3. P. 227–238.
- Tekleva M.V., Krassilov V.A., Kvaček J., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Pollen genus *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities // *Acta Palaeobotanica*. 2006. Vol. 46. N 2. P. 137–155.
- Tekleva M.V., Krassilov V.A.* Comparative pollen morphology and ultrastructure of modern and fossil gnetophytes // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2009. Vol. 156. N 1–2. P. 130–138.
- Tekleva M., Markevich V., Bugdaeva E., Sunc G., Gavrilova O.* *Pseudointegricarpus clarireticulatum* (Samoilovitch) Takahashi: morphology and ultrastructure // *Historical Biology*. 2015. Vol. 27. N 3–4. P. 355–365.
- Tekleva M.V., Polevova S.V., Zavialova N.E.* On Some Peculiarities of Sporoderm Structure in Members of the Cycadales and Ginkgoales // *Paleontological Journal*. 2007. Vol. 41. N 11. P. 1162–1178.
- Volkova O.A., Severova E. E., Polevova S.V.* Structural basis of harmomegathy: evidence from Boraginaceae pollen // *Plant Systematics and Evolution*. 2013. Vol. 299. N 9. P. 1769–1779.
- Volkova O.A., Severova E.E., Polevova S.V.* Development of heterocolpate pollen in *Myosotis scorpioides* L. (Cynoglosseae, Boraginaceae) // *Grana*. 2017. Vol. 56. N 5. P. 368–376.
- Wellman C.H.* Origin, function and development of the spore wall in early land plants / *The evolution of plant physiology* (eds. A.R. Hemsley, I. Poole). Kew, 2004. P. 43–63.
- Yurtseva O.V., Severova E. E., Bovina I.Yu.* Pollen morphology and taxonomy of *Atraphaxis* (Polygoneae, Polygonaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. 2014. Vol. 300. N. 4. P. 749–766.
- Zavada M.S., Gabarayeva N.I.* Comparative pollen wall development of *Welwitschia mirabilis* and selected primitive angiosperms // *Bulletin of Torrey Botanical Club*. 1991. Vol. 118. P. 292–302.
- Zavialova N., Karasev E.* The use of the scanning electron microscope (SEM) to reconstruct the ultrastructure of sporoderm // *Palynology*. 2016. <http://dx.doi.org/10.1080/01916122.2015.1093560>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Exine ultrastructure of in situ peltasperm pollen from the Rhaetian of Germany and its implications // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2011. Vol. 168. P. 7–20.
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Exine ultrastructure of in situ pollen from the cycadalean cone *Androstrobus prisma* Thomas et Harris 1960 from the Jurassic of England // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2012. Vol. 173. P. 15–22.
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Exine ultrastructure of in situ pollen from the cycadalean cone *Androstrobus manis* Harris, 1941 from the Jurassic of England // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2016. Vol. 225. P. 33–42.
- Zavialova N.E., Gomankov A.V.* Occurrence of angiosperm-like ultrastructural features in gymnosperm pollen from the Permian of Russia // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2009. Vol. 156. P. 79–89.
- Zavialova, N.E., Gomankov, A.V., Yaroshenko, O.P., Rovnina, L.V.* Morphology and ultrastructure of some monosaccate pollen grains of *Cordaitina* Samoilovich 1953 from the Permian of Russia // *Acta Palaeobot.* 2004. Vol. 44. P. 3–35.
- Zavialova N.E., Stephenson M.H.* The exine ultrastructure of *Plicatipollenites* Lele 1964 // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2006. Vol. 139. P. 241–252.
- Zavialova N., Turnau E.* Morphology and wall ultrastructure of some Middle Devonian dispersed megaspores from northern Poland // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2012. Vol. 171. P. 103–123.
- Zavialova, N.E., Tekleva, M.V., Smirnova, S.B., Mroueh M.* Exine Ultrastructure in Pollen Grains of *Classopolis* Pflug from the Cretaceous of Lebanon // *Paleontological Journal*. 2010a. Vol. 44, N10. P. 1353–1367.
- Zavialova N., Burattib N., Roghic G.* The ultrastructure of some *Rhaetian Circumpolles* from southern England // *Grana*. 2010b. Vol. 49. P. 281–299.
- Zavialova G., Gordenko N., Nosova N., Polevova S.* The fine morphology of pollen grains from the pollen chamber of a supposed ginkgoalean seed from the Middle Jurassic of Uzbekistan (Angren locality) // *Plant Systematics and Evolution*. 2014. Vol. 300. P. 2008.
- Zolala H., Polevova S.* Sporoderm development in *Pratia begonifolia* Lindl. (Lobeliaceae, Asterales) // *Wulfenia*. 2009. Vol. 16. P. 51–60.

UNDERLINING MECHANISMS OF EXINE FORMATION AND THEIR MEANING FOR STRUCTURE DIVERSITY

N.I. Gabarayeva¹, V.V. Grigorjeva², P.A. Cinman³

The evidence suggests that genome and self-assembly probably share control of exine formation. It is known that self-assembly plays a considerable role in living nature. Its input as a driving motive in sporoderm development is evident. One of advantages, conferred by self-assembly, is a high potential of variability, inherent in non-linear systems. This makes self-assembly an important instrument of evolution.

Kew words: exine development, control and driving motive, self-assembly.

Acknowledgement. The study was performed with partial financial support of Russian Foundation for Basic Research, project № 17-04-0517a (methodological part) and was provided within the framework of the research project of the Botanical Institute № 0126-2014-0006 (analytical part and use of the Hitachi H-600 TEM and the LKB ultramicrotome).

¹ Gabarayeva Nina Il'ichna, Botanical Institute V. L. Komarov RAS (1906ng@mail.ru); ² Grigor'eva Valentina Viktorovna, Botanical Institute V. L. Komarov RAS (mikhailov_val@mail.ru); ³ Tsinman Petr Abramovich, Botanical Institute V. L. Komarov RAS (petr.cinman00@mail.ru).

УДК 581.5

РЕКОНСТРУКЦИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА БОЛОТНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ ВОРСКЛЫ (БЕЛГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

*Е.Г. Ершова¹, Ю.Г. Чендев², А.Л. Александровский³, А.С. Шаповалов⁴,
Е.В. Пономаренко⁵*

Изучены отложения небольшого болота, расположенного в долине р. Ворскла поблизости от заповедного участка Лес на Ворскле. На основе спорово-пыльцевого анализа сделаны попытки реконструкции изменений локальной растительности и выявления следов антропогенных нарушений. Лесостепные ландшафты рядом с нагорной частью долины Ворсклы реконструируются на протяжении, как минимум, последних 5000 лет. Первые признаки сельскохозяйственной деятельности по пыльце культурных злаков и сорных растений определяются с бронзового века (4500–4000 лет назад). Хозяйственное освоение имело волнообразный во времени характер со сменами усиления и ослабления воздействий на окружающие ландшафты.

Ключевые слова: спорово-пыльцевой анализ, история растительности, антропогенные изменения природной среды, лесостепь юга Среднерусской возвышенности.

Изучению изменений во времени растительности на территории Центральной лесостепи под влиянием природных и антропогенных факторов посвящено много публикаций (Сукачев, 1902; 1903; Комаров, 1951; Серебрянная, 1992; Хотинский, 1977; 1987; Климанов, Серебрянная, 1986; Спиридонова, 1991; Динесман, 1976; Александровский, 2002; Александровский, Александровская, 2005; Сычева, Чичагова, 1999; Чичагова, 1986; Чендев и др., 2016; Novenko et al., 2009; 2015 и др.). Согласно имеющимся представлениям, на территории Центральной лесостепи и в целом Восточно-Европейской равнины, современный растительный покров формировался на протяжении последних 10 300 лет – после деградации Скандинавского ледника и установления условий современного межледниковья или голоцена. Начиная с 9000–8300 л.н. увлажнение климата способствовало формированию лесостепных ландшафтов на большей части Среднерусской возвышенности. С конца бореального периода (8300–8000 л.н.) в результате похолодания и аридизации климата степная зона продвинулась далеко на север, и вплоть до конца атлантического периода (8000–4800 л.н.) степные ландшафты

сохраняли свое господство. Похолодание начала суббореального периода (4800–4300 л.н.) обусловило продвижение границы лесов далеко на юг, что зафиксировано на всей территории Восточно-Европейской равнины (Серебрянная, 1976; Климанов, Серебрянная, 1986; Спиридонова, 1991; Палеоклиматы..., 2009; Хотинский и др., 1979; Новенко и др., 2013; Novenko et al., 2009 и др.). После 4000 л.н. в условиях увеличения увлажненности климата начали активно формироваться болотные экосистемы, что зафиксировано для территории Курской и Белгородской областей (Novenko et al., 2009; 2015). В отложениях этого времени отмечается возрастание содержания пыльцы древесных и появление пыльцы ели (Серебрянная, 1976; Novenko et al., 2015;). Конец суббореального периода голоцена (3400–2800 л.н.) характеризуется как неустойчивая климатическая эпоха с общей тенденцией к похолоданию климата. Последние 2800 лет на севере лесостепной зоны наблюдался быстрый расцвет дубовой лесостепи как зонального явления (Климанов, Серебрянная, 1986).

Признаки антропогенных воздействий на ландшафты лесостепи отмечаются исследователями уже в атлантическом периоде, т.е. в неолите

¹ Ершова Екатерина Георгиевна – доцент Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Казанский федеральный университет, канд. биол. наук (eershova@rambler.ru); ² Чендев Юрий Георгиевич – профессор Белгородского государственного национального исследовательского университета, докт. геогр. наук (Chendev@bsu.edu.ru); ³ Александровский Александр Леонтьевич – вед. науч. сотр. Института географии РАН, докт. геогр. наук (alexandrovskiy@mail.ru); ⁴ Шаповалов Александр Семенович – директор ФГБУ Государственный природный заповедник Белогорье (info@zapovednik-belogorye.ru); ⁵ Пономаренко Елена Викторовна – профессор Университет Оттавы, Канада (ecosystemarchaeology@gmail.com).

(Хотинский, 1989; Novenko et al., 2009; 2015), еще в большей степени они проявляются в суббореале, т.е. в бронзовом веке (Чендев и др., 2016). В более поздние эпохи, и особенно в последние несколько столетий, степные палы, вырубки лесов, распашка склоновых земель вызвали масштабные антропогенные трансформации ландшафтов.

Несмотря на то, что уже проведены многочисленные исследования, очень важно получить новые данные для детализации существующих представлений о направленности и интенсивности природной и антропогенной динамики растительного покрова, а также для выявления ее региональных особенностей.

Объекты и методы исследования

Исзуемая территория расположена на юго-западе лесостепи Среднерусской возвышенности – в западной части Белгородской обл. (рис. 1). Болото Красиво находится в 7 км к юго-западу от окраины участка Лес на Ворскле государственного заповедника Белогорье, в обширной, но неглубокой (до 3 м) депрессии на поверхности второй надпойменной (борово́й) террасы р. Ворсклы, в урочище Красиво. Площадь болота 4,9 га, по типу питания

оно относится к низинному, с 1991 г. гидрологический заказник. Центральную, открытую, часть болота занимают ассоциации с доминированием *Typha latypholia*, *Phragmites australis*, *Thelipteris palustris* и сплошным ковром из гипновых мхов. На периферии болота и по мере удаления от него происходят закономерные смены растительных ассоциаций, кольцеобразно опоясывающих болото – сначала заросли ив (*Salix aurita*, *S. caprea*, *S. fragilis*), затем сфагновый березняк, переходящий в березово-сосновый лес. Вокруг болота произрастает монодоминантный сосновый лес, возраст которого составляет 85–90 лет. КERN изучаемых отложений был извлечен с помощью торфяного бура из центральной части болота (разрез Красиво-1), он состоял из сапропеля и торфа. Общая мощность колонки 160 см. Дополнительно были взяты образцы перегнойно-торфяной почвы мощностью около 50 см (разрез Красиво-2), которая формируется на песках в 5 м от современной окраины болота, под современным березово-сосновым лесом.

Датирование отобранных образцов осуществляли по органическим остаткам (сапрпель, торф) в Киевской радиоуглеродной лаборатории,

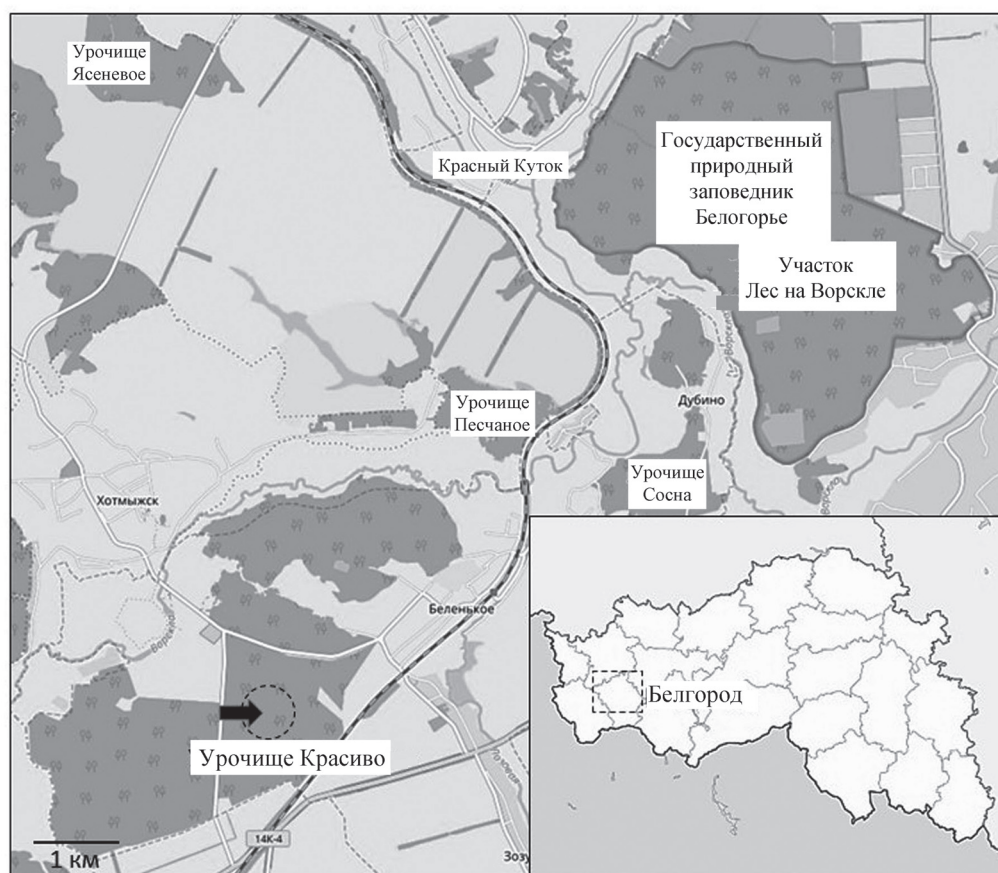


Рис. 1. Карта изучаемого региона, стрелкой отмечено расположение болота Красиво.

калибровку проводили с помощью программы OxCal Program («Bronk Ramsey», 2010) (таблица). Обработку образцов торфа проводили по стандартной методике (Erdtman, 1960), обработку сапропеля и почвенных образцов осуществляли сепарационным методом, используя тяжелую жидкость (KI+CdI) (Гричук, 1940). Анализ проводили под световым микроскопом, вели подсчет до 300–500 пыльцевых зерен наземных растений на образец. При обработке данных и построении диаграмм использовали программы TILIA и TILIAGRAPH (Grimm, 1990). Пыльцевые зоны выделяли на основании кластерного анализа (CONISS) и экспертной оценки.

Результаты и обсуждение

Результаты спорово-пыльцевого анализа торфяной и почвенной колонок болота Красиво-1 и Красиво-2 представлены на рис. 2, 3.

Красиво-1. Отложения, вскрытые этим разрезом, представляют собой низинный торф разной степени разложения (0–135 см), подстилаемый глинистым сапропелем (135–160 см). На диаграмме торфяной колонки из центральной части болота, отражающей изменения окружающей растительности за последние 5000 лет, можно выделить следующие локальные пыльцевые зоны.

Зона 1. Глубина 115–160 см, глинистый сапропель и травяной низинный торф с датами 2870–2000 кал. ВС. Зона достаточно однородна по составу пыльцевых спектров. Древесные составляют 60–65% от общей суммы пыльцы, это *Betula* и *Alnus* с примесью широколиственных (*Tilia*, *Ulmus*, *Quercus*, *Corylus*). Травы составляют 30–40% от общего пыльцевого спектра, это *Poaceae*, *Artemisia*, *Asteraceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Filipendula*, *Ephedra* и другие виды, в

основном, характерные для степных спектров. В сапропеле встречается пыльца водных и прибрежных растений (*Alisma*, *Typha*, *Sparganium*), споровые отсутствуют. Зона соответствует длительному периоду существования мелководного водоема, окруженного зарослями березы и ольхи с примесью широколиственных пород. В окружающей растительности присутствовали участки как луговых степей, так и широколиственных лесов. Начало заболачивания и торфонакопления датируется периодом между 2300 и 2000 кал. ВС. В самой верхней части зоны отмечены единичные пыльцевые зерна культурных злаков и микроскопический уголь.

Зона 2. Глубина 80–115 см. Травяной низинный торф с датами 1390–844 кал. ВС. Участие пыльцы древесных в спектрах колеблется от 40 до 60% от общего пыльцевого спектра (содержание *Betula* и *Alnus* меньше, а *Quercus*, *Tilia* и *Corylus* больше). Пыльца травянистых растений составляет 40–60% от пыльцевого спектра, кроме степных и луговых видов много прибрежно-водных (*Nuphar*, *Nymphaea*, *Sagittaria*, *Sparganium*, *Myriophyllum*). Появляются единичные споры *Sphagnum*. Изменения пыльцевых спектров, наблюдаемые в этой зоне, могут свидетельствовать о сокращении площади водоема, его заболачивании и смене окружающих его ольхово-березовых зарослей широколиственным лесом. Важно отметить, что в образцах торфа с глубины около 100 см отмечен пик кривой злаков (20%), в том числе культурных, синхронный резкому падению кривой дуба и обилию угля. Это, очевидно, отражает кратковременный период активного хозяйствования рядом с водоемом, которое сопровождалось вырубкой и/или выжиганием дубового леса на берегах. Инверсия радиуглеродных дат, наблюдающаяся в этом слое,

Радиоуглеродные и калиброванные даты

Образец	Глубина	Лабораторный номер	¹⁴ C даты	Калиброванные даты (1 σ)
Красиво-1, торф	40–50	Ki-18179	630 ± 50 BP	1280–1408AD
Красиво-1, торф	60–70	Ki-18180	2090 ± 50 BP	350BC–24AD
Красиво-1, торф	90–100	Ki-18181	2970 ± 60 BP	1390–1012 BC
Красиво-1, торф	100–110	Ki-18182	2820 ± 50 BP	1116–844 BC
Красиво-1, торф	117–125	Ki-18183	3620 ± 80 BP	2400–1950 BC
Красиво-1, торф	125–135	Ki-18184	3750 ± 80 BP	2450–1955 BC
Красиво-1, сапропель	150–160	Ki-18185	4020 ± 80 BP	2870–2307 BC
Красиво-2, торф	34–38	Ki-18178	2390 ± 70 BP	766–372 BC

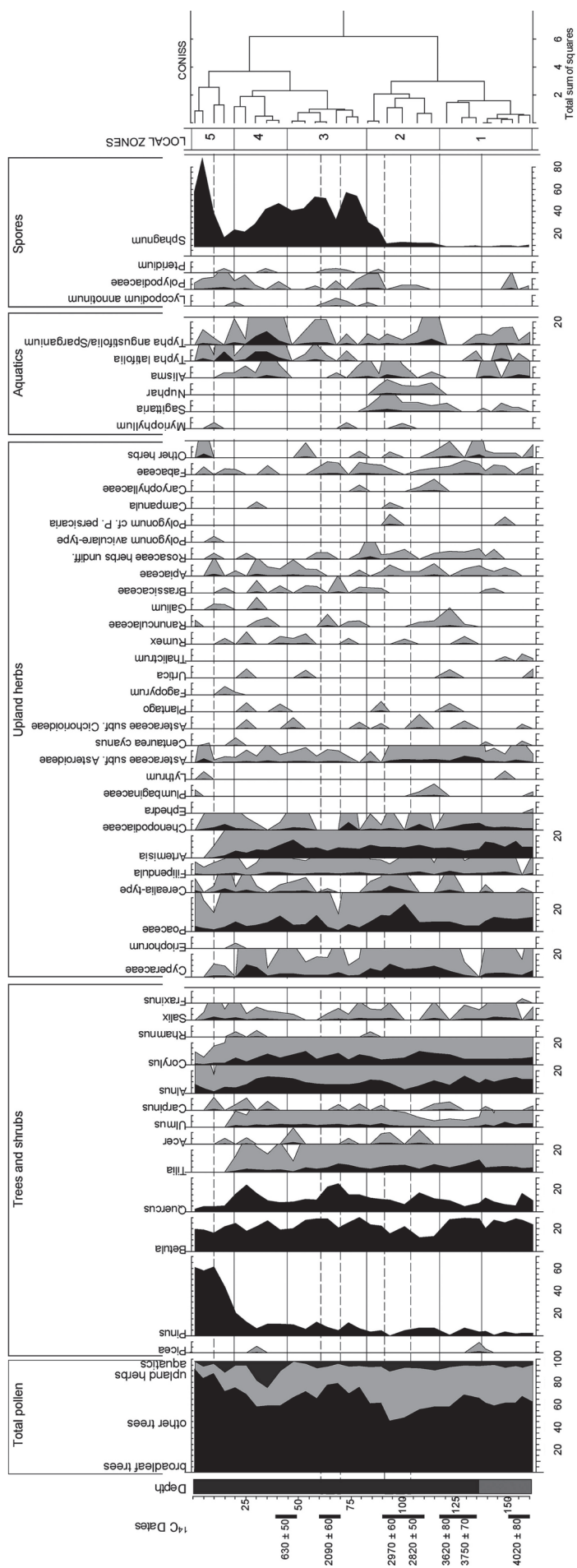


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма болота Красиво. На диаграмме приведены: 1) кривая прироста торфа построенная по данным радиоуглеродного датирования, 2) общая диаграмма состава пыльцы с соотношением древесные/травы/водные; 3) кривые пыльцы древесных, рассчитанные от общей суммы пыльцы древесных и наземных трав; 4) кривые пыльцы наземных травянистых растений, рассчитанные от общей суммы пыльцы древесных и наземных трав; 5) кривые водных и прибрежных растений, рассчитанные от общей суммы споровых, рассчитанные от общей суммы пыльцы и спор; 6) кривые споровых, рассчитанные от общей суммы пыльцы и спор; 7) дендрограмма, построенная по результатам кластерного анализа

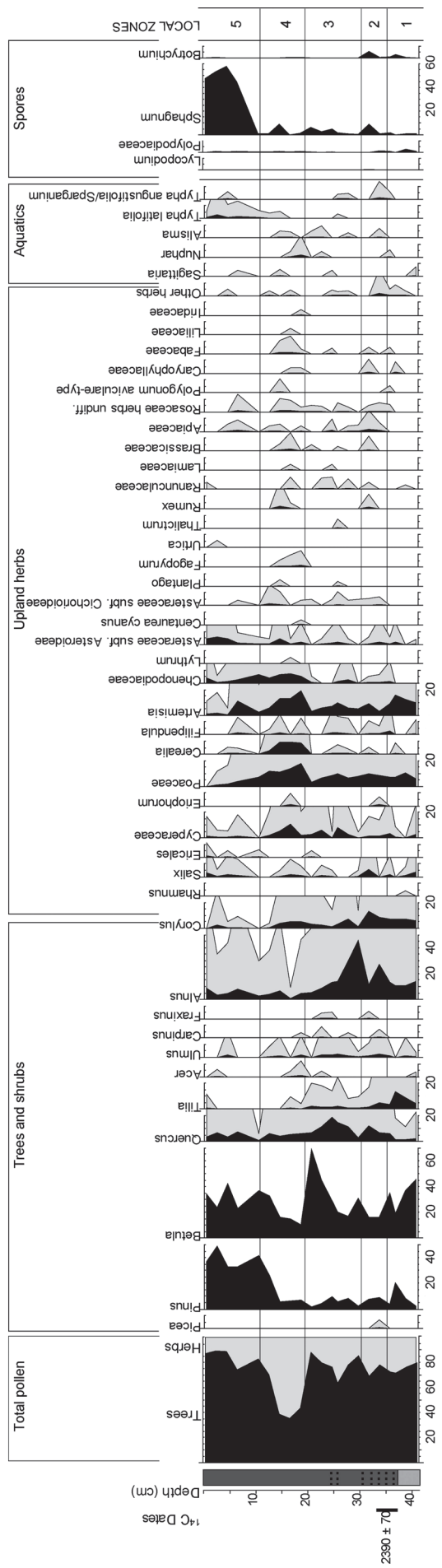


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма болота Красиво-2. На диаграмме приведены: 1) общая диаграмма состава пыльцы с соотношением древесные/травы/водные; 2) кривые пыльцы древесных, рассчитанные от общей суммы пыльцы древесных и наземных трав; 3) кривые пыльцы наземных травянистых растений, рассчитанные от общей суммы пыльцы древесных и наземных трав; 4) кривые водных и прибрежных растений, рассчитанные от общей суммы всей пыльцы; 5) кривые споровых, рассчитанные от общей суммы пыльцы и спор

так же может быть результатом антропогенного перемешивания отложений.

Зона 3. Глубина 45–85 см. Травяно-сфагновый низинный торф, датированный началом Субатлантического периода. Доля пыльцы древесных возрастает до 60–80% от общего пыльцевого спектра, это *Betula*, *Quercus*, *Alnus*, *Corylus* с примесью *Tilia*, *Ulmus*, *Carpinus*. Среди травянистых отмечены луговые и степные виды (Poaceae, *Artemisia*, Chenopodiaceae, Asteraceae, Apiaceae, Ranunculaceae, Fabaceae и др.); водные и околоводные растения отсутствуют. Отмечается исключительное обилие спор сфагновых мхов (до 50% от общей суммы пыльцы и спор). Зона соответствует длительному периоду существования низинного травяно-сфагнового болота, окруженного березово-ольхово-широколиственным лесом (возможно, узкой полосой) и участками степей. В этой зоне выделяется период (350 BC – 20 AD) максимального сокращения доли степных и луговых трав, ему соответствует ярко выраженный пик дуба (до 25% от общей суммы пыльцы) и кратковременное падение кривой сфагнума. Антропогенные индикаторы в этой части зоны отсутствуют. Можно осторожно предположить, что существовал некоторый период естественного расширения площади широколиственных лесов.

Зона 4. Глубина 18–45 см. Травяно-сфагновый низинный торф с радиоуглеродной датой, соответствующей XIII–XV вв. Доля пыльцы древесных снова сокращается до 55%, это по-прежнему *Betula* и *Alnus* с примесью широколиственных. Пыльца травянистых растений составляет около 45%, кроме лугово-степных и болотных появляется много прибрежно-водных видов (*Typha*, *Sparganium*, *Alisma*), что свидетельствует о появлении участков свободной воды. Отмечены также уголь и пыльца культурных злаков и сорняков (*Secale*, *Centaurea cyanus*, *Fagopyrum*), им предшествует резкое падение кривой дуба, что может быть связано с вырубкой. Повышение уровня воды, отмечаемое в этой зоне, может быть объяснено похолоданием и относительным увлажнением климата Малого ледникового периода, который отчетливо просматривается и в других районах лесостепной зоны (Александровский, Александровская, 2005; Novenko et al, 2009; 2015).

Зона 5. Глубина 0–18 см. Слаборазложившийся сфагновый торф. Доля пыльцы древесных возрастает до 70–90% за счет *Pinus* (60%), кроме сосны отмечены *Betula* и *Alnus*; исчезают все широколиственные кроме *Quercus*. Пыльца травянистых составляет 20–30% от пыльцевого спектра и представлена болотными, прибрежными и луговыми

видами; участие степных видов резко сокращается. Возрастает участие спор сфагновых мхов (до 80% от общей суммы спор и пыльцы). Зона отражает состояние растительности в два последних столетия: формирование искусственно посаженного соснового леса вокруг сфагнового болота.

Красиво-2. Разрез, заложенный на расстоянии 5 м от границы болота, в перегнойно-торфяно-глеевой почве, дополняет результаты исследования отложений центральной части болота. Диаграмма отражает изменения узколокальной растительности (окраины болота) за последние 2300–2500 лет (рис. 3). Проанализированные отложения представляют собой: сфагновый очес/торф (0–8 см), сильно разложившийся торф/перегной с песком (8–30 см), угольный слой с торфом (31–36 см), гумусовый горизонт погребенной почвы (36–42 см). Для угольного слоя имеется радиоуглеродная дата 2390 ± 70 л.н. По характеру отложений и спорово-пыльцевых спектров на диаграмме можно выделить несколько локальных зон.

Зона 1. Глубина 36–42 см. Гумусовый горизонт погребенной почвы. Присутствуют фитоциты и раковинные амебы. Пыльца древесных составляет 75–80% от общего содержания пыльцы в спектре. Это, в основном, *Betula* (до 40%), а также *Alnus*, *Tilia* и *Corylus*. Из травянистых много злаков и полыни (по 10–12% от общего пыльцевого спектра). Зона соответствует периоду (возможно, длительному), когда место разреза не заливалось, по берегам заболачивающегося водоема были заросли березы и ольхи, а вокруг – степи. Эта локальная зона коррелирует с зонами 1 и, частично, 2 диаграммы центральной части болота Красиво-1 (рис. 2).

Зона 2. Глубина 31–36 см. Торфяно-угольный слой, датированный 2390 ± 70 л.н. (середина первого тысячелетия BC). Слой содержит много угля, золы, обугленных растительных остатков, золу, диатомовые водоросли, спикулы губок и пыльцу, в том числе некоторых водных растений. Пыльца древесных составляет 75–80% от общего пыльцевого спектра, часть ее имеет явные признаки перетотленности. По сравнению с предыдущей зоной меньше пыльцы *Betula* и *Tilia*, больше *Alnus* (до 40%) и *Quercus* (около 10%). Среди трав меньше полыни, но по-прежнему много злаков, кроме водных появляются также разнообразные болотные и луговые виды (Cyperaceae, *Typha*, *Sagittaria*, *Sparganium*, *Alisma*, *Nuphar*), а также споры сфагновых мхов. Зона соответствует эпизоду повышения уровня воды в водоеме и началу заболачивания берега. Обилие угля в слое свидетельствует о том, что расширение площади водоема произошло после пожара или серии пожаров, причем при за-

топлении берега верхняя часть гумусового слоя оказалась размывтой и переотложенной. На диаграмме Красиво-1 (рис. 2) этой локальной зоне, вероятно, соответствует граница между зонами 3 и 4. Можно предположить, что пожары, предшествовавшие началу торфообразования на окраине болота, были связаны с хозяйственной деятельностью (центральная колонка), датированной концом второго – началом первого тысячелетия BC (поздний бронзовый век/начало железного века?).

Зона 3. Глубина 20–30 см. Слой сильно разложившегося торфа (перегной). Доля древесных сильно колеблется (от 60 до 80% от общего пыльцевого спектра), состав их также не постоянен: выделяются резкие разновременные пики *Alnus* (до 45%) и *Betula* (до 65%). Постоянно присутствует также *Quercus*, образующий в этой зоне пик (до 20%), остальные деревья и кустарники встречаются лишь в примеси. Среди трав по-прежнему заметно участие злаков и полыни (по 8–10%), встречаются также осоки, луговые, степные и рудеральные виды, единично встречена пыльца культурных злаков. Зона соответствует периоду формирования торфяного (перегнойного) слоя в условиях переменного увлажнения (сезонного заливания и пересыхания) под низинно-болотной растительностью, которая в разное время могла быть представлена зарослями черной ольхи или березы. Этот период мог быть очень продолжительным по времени (середина первого тысячелетия BC – конец первого тысячелетия AD). Не исключено, что часть торфа/перегноя периодически размывалась водой, и, таким образом, имеются перерывы в осадконакоплении; на это указывают слишком резкие колебания кривых некоторых таксонов. На диаграмме Красиво-1 этой зоне соответствует зона 3.

Зона 4. Сильно разложившийся низинный торф/перегной на глубине 11–20 см. Слой резко выделяется по составу пыльцевых спектров. Доля пыльцы древесных сокращается до 37–40%. Среди трав резко возрастает участие пыльцы злаков, осок, полыней, маревых, кроме них много других луговых, степных и, особенно, сорных трав, таких как *Fagopyrum*, *Rumex*, *Plantago*, *Centaurea cyanus* и многие другие. В данном слое встречено также рекордно высокое количество хорошо сохранившейся пыльцы культурных злаков (*Triticum*, *Secale*), их доля достигает 10% от общего пыльцевого спектра. Зона соответствует периоду интенсивного хозяйствования непосредственно рядом с местом взятия проб. Датировать этот период с большой точностью сложно, но можно предположить, что он соответствует зоне 4 диаграммы боло-

та Красиво-1 (рис. 2), и, следовательно, относится к средневековому времени (XIII–XV вв.). Однако не исключены и более поздние даты.

Зона 5. Сфагновый слаборазложившийся торф/сфагновый очес. Доля древесных в пыльцевых спектрах вырастает до 90%, в основном, за счет *Pinus* (до 50%), и в меньшей степени *Betula* (до 35%). Резко сокращается общая доля пыльцы трав, почти исчезают культурные злаки и сорняки, а также степные и луговые виды. Появляются в большом количестве споры сфагновых мхов (до 60% от общей суммы пыльцы и спор). Зона полностью совпадает с зоной 6 диаграммы на рис. 2 и соответствует периоду формирования сфагнового болота на месте бывшего водоема и современного соснового леса вокруг него.

Заключение

По характеру отложений и по изменениям кривых болотных и водных растений можно предположить, что до 5000 кал. BP болото было неглубоким открытым водоемом, на дне которого откладывался сапрпель. С 4000–4500 кал. BP началось торфообразование, возможно, связанное с общими для всего региона климатическими изменениями, отмеченными и для других районов лесостепи. Резкое повышение уровня воды, вызвавшее заболачивание прежде сухих берегов и расширение площади болота, отмечается в период около 2500 кал. BP, т.е. в начале Субатлантического похолодания. При этом прибрежная часть стала заболоченным черноольшаником, а центральная часть болота начала зарастать сфагновыми мхами. Новое повышение уровня воды фиксируется по пыльцевым спектрам во время Малого ледникового периода (XIII–XV вв.). Зарастание сфагновыми мхами отмечается в самом верхнем, современном слое; оно синхронно формированию современного соснового леса.

Сравнение диаграмм из центральной части торфяника и его окраины позволяет разделить локальные и региональные компоненты пыльцевых спектров и реконструировать изменения растительности как самого болота, так и его окружения за последние 5000 лет. Таксоны, участие которых по-разному отражено в двух колонках, и колебания которых особенно резко выражены в диаграмме окраины болота, представляют собой узколокальные компоненты. К ним можно отнести березу, ольху, водные и прибрежные растения, сфагновые мхи, а также антропогенные индикаторы; их кривые отражают изменения растительности самого болота и непосредственно на его берегах. Таксоны, участие которых одинаково в обеих колонках, от-

носятся к региональной части спектров, их кривые отражают изменения растительности территории, окружающей болото. К ним можно отнести дуб и другие широколиственные породы, а также степные элементы. Поскольку эти группы постоянно присутствуют в обеих диаграммах, можно предположить наличие как широколиственных лесов, так и степных участков в долине р. Ворскла на протяжении почти всей второй половины голоцена. Сосна, которая также является региональным компонентом спектров, в течение большей части изучаемого периода не участвовала в растительном покрове и появилась лишь в последнем столетии в результате посадок начала XX в.

Спорово-пыльцевой анализ выявил также, что имели место три периода сельскохозяйственного использования берегов заболачивающегося водоема. Первый относится к бронзовому веку (2500–2000 BC), второй можно отнести

Работа выполнена при частичной поддержке Российского научного фонда (проект № 14-17-00171, обзор представлений о развитии природной среды в голоцене, обсуждение результатов исследования) и при

поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-01511-а, полевые и лабораторные исследования).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Александровский А.Л., Александровская Е.И.* Эволюция почв и географическая среда. М., 2005. 223 с. [*Aleksandrovskii A.L., Aleksandrovskaia E.I.* Evolyutsiya pochv i geograficheskaya sreda. M., 2005. 223 s.]
- Гричук В.П.* Методика обработки осадочных пород, бедных органическими остатками, для целей пыльцевого анализа // Проблемы физической географии. 1940. Вып. 8. С. 53–58 [*Grichuk V.P.* Metodika obrabotki osadochnykh porod, bednykh organicheskimi ostatkami, dlya tselei pyl'tseвого analiza // Problemy fizicheskoi geografii. 1940. Vyp. 8. S. 53–58].
- Динесман Л.Г.* Голоценовая история биогеоценозов Русской равнины // История биогеоценозов СССР в голоцене. М., 1976. С. 122–132 [*Dinesman L.G.* Golotsenovaya istoriya biogeotsenozov Russkoi ravniny // Istoriya biogeotsenozov SSSR v golotsene. M., 1976. S. 122–132].
- Климанов В.А., Серебрянная Т.А.* Изменения растительности и климата на Среднерусской возвышенности в голоцене // Изв. АН СССР. Сер. географическая. 1986. № 1. С. 26–37 [*Klimanov V.A., Serebryannaya T.A.* Izmeneniya rastitel'nosti i klimata na Srednerusskoi vozvyshennosti v golotsene // Izv. AN SSSR. Ser. geograficheskaya. 1986. № 1. S. 26–37].
- Комаров Н.Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М., 1951. 328 с. [*Komarov N.F.* Etapy i faktory evolyutsii rastitel'nogo pokrova chernozemnykh stepei. M., 1951. 328 s.]
- Палеоклиматы и палеоландшафты восточной Евразии // Палеоклиматы и палеоландшафты восточной Евразии. Атлас-монография / Под ред. А.А. Величко. М., 2009. 120 с. [*Paleoklimaty i paleolandshafty vostochnoi Evrazii. Atlas-monografiya / Pod red. A.A. Velichko. M., 2009. 120 s.*]
- к концу бронзового века – началу железного (1400–900 BC). Третий связан со средневековьем (XIII–XV вв.), причем следы его особенно четко прослеживаются рядом с разрезом Красиво-2. Во всех случаях имели место пожары и вырубки леса под земледелие.
- Таким образом, признаки резких смен типов региональной растительности, обусловленных общеклиматическими изменениями, описанные для других регионов лесостепной зоны (Спиридонова, 1991), в пыльцевых диаграммах изученного торфяника не были выявлены. Можно предположить, что из-за небольшого размера водоема (менее 100 м в диаметре) и, следовательно, преобладания локального компонента в пыльцевых спектрах, в нем в большей степени отразились изменения, связанные с местными гидрологическими условиями нижних уровней долины р. Ворскла и историей их хозяйственного освоения.
- Работа выполнена при частичной поддержке Российского научного фонда (проект № 14-17-00171, обзор представлений о развитии природной среды в голоцене, обсуждение результатов исследования) и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-01511-а, полевые и лабораторные исследования).
- zii. Pozdnii pleistotsen–golotsen. Atlas-monografiya / Pod red. A.A. Velichko. M., 2009. 120 s.*]
- Серебрянная Т.А.* Динамика границ Центральной лесостепи в голоцене // Вековая динамика биогеоценозов. Чтения памяти академика В.Н. Сукачёва. М., 1992. С. 54–71 [*Serebryannaya T.A.* Dinamika granits Tsentral'noi lesostepi v golotsene // Vekovaya dinamika biogeotsenozov. Chteniya pamyati akademika V.N. Sukacheva. M., 1992. S. 54–71].
- Спиридонова Е.А.* Эволюция растительного покрова бассейна Дона в верхнем плейстоцене – голоцене. М., 1991. 221 с. [*Spiridonova E.A.* Evolyutsiya rastitel'nogo pokrova basseina Dona v verkhnem pleistotsene – golotsene. M., 1991. 221 s.]
- Сукачёв В.Н.* Очерк растительности юго-восточной части Курской губернии // Изв. СПб Лесного ин-та. 1903. Вып. IX. С. 2–226 [*Sukachev V.N.* Ocherk rastitel'nosti yugo-vostochnoi chasti Kurskoi gubernii // Izv. SPb Lesnogo in-ta. 1903. Vyp. IX. S. 2–226].
- Сычева С.А., Чичагова О.А.* Радиоуглеродная хроностратиграфия голоценовых отложений Среднерусской возвышенности // Бюл. Комис. по изучению четверт. периода РАН. 1999. № 63. С. 104–113 [*Sycheva S.A., Chichagova O.A.* Radiouglerodnaya khronostratigrafiya golotsenovykh otlozhenii Srednerusskoi vozvyshennosti // Byul. Komis. po izucheniyu chetvert. perioda RAN. 1999. № 63. S. 104–113].
- Чендев Ю.Г., Ершова Е.Г., Александровский А.Л., Гольева А.А., Хохлова О.С., Пономаренко Е.В., Русаков А.В., Шаповалов А.С.* Почвенные и ботанические записи изменения природной среды Ямской степи в голоцене // Изв. РАН. Сер. географическая. 2016. № 2. С. 75–89 [*Chendev Yu.G., Ershova E.G., Aleksandrovskii A.L., Golveva A.A., Khokhlova O.S., Ponomarenko E.V., Rusakov A.V., Shapovalov A.S.* Pochvennye i botanicheskie zapisi izmeneniya prirodnoi sredy Yamskoi stepi v golotsene // Izv. RAN. Ser. geograficheskaya. 2016. № 2. S. 75–89]

- Gol'eva A.A., Khokhlova O.S., Ponomarenko E.V., Rusakov A.V., Shapovalov A.S.* Pochvennye i botanicheskie zapisi izmeneniya prirodnoi sredy Yamskoi stepi v golotsene // *Izv. RAN. Ser. geograficheskaya*. 2016. № 2. S. 75–89].
- Хотинский Н.А.* Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с. [*Khotinskii N.A.* Golotsen Severnoi Evrazii. М., 1977. 200 с.].
- Хотинский Н.А.* Антропогенная трансформация ландшафтов Куликова поля и перспективы их охраны и восстановления // Антропогенная эволюция геосистем и их компонентов. М., 1987. С. 69–87 [*Khotinskii N.A.* Antropogennaya transformatsiya landshaftov Kulikova polya i perspektivy ikh okhrany i vosstanovleniya // Antropogennaya evolyutsiya geosistem i ikh komponentov. М., 1987. S. 69–87].
- Bronk Ramsey C.* OxCal Program, v. 4.1.7, Radiocarbon Accelerator Unit. University of Oxford, UK, 2010. program accessible on the world-wide-webat. <http://c14.arch.ox.ac.uk/embed.php?File=oxcal.html> (last accessed August 2010).
- Grimm E.C.* TILIA and TILIA*GRAPH.PC spreadsheet and graphics software for pollen data. INQUA, Working Group on Data-Handling Methods. Newsletter. 1990. N 4. P. 5–7.
- Novenko E., Glasko M., Burova O.* Landscape-and-climate dynamics and land use in late holocene forest-steppe ecotone of East European Plain (upper don river basin case study // *Quaternary International*. 2009. Vol. 203. P. 113–119.
- Novenko E., Tsyganov A., Volkova E., Babeshko K., Lavrentiev N., Payne R., Mazei Yu.* The Holocene palaeoenvironmental history of central European Russia reconstructed from pollen, plant macrofossil and testate amoeba analyses of the Klukva peatland, tula region // *Quaternary Research*. 2015. Vol. 83. N 3. P. 459–468.

Поступила в редакцию / Received 21.09.2015
Принята к публикации / Accepted 18.06.2017

RECONSTRUCTION OF BIOCLIMATIC CONDITIONS AND ANTHROPOGENIC TRANSFORMATION OF ENVIRONMENT BASED ON PEAT DEPOSITS IN THE UPPER REACHES OF VORSKLA (BELGOROD REGION)

*E.G. Ershova*¹, *Yu.G. Chendev*², *A.L. Alexandrovski*³, *A.C. Shapovalov*⁴,
*E.V. Ponomarenko*⁵

We studied the deposits of small bog located on the terrace above the floodplain of the river Vorskla in the vicinity of the reserve “Forest on the Vorskla.” Based on radiocarbon and pollen analysis of deposits we made attempts to reconstruct the vegetation changes and stages of economic development of the territory. The beginning of the peat formation can be dated to the first half of Subboreal (2800–2300 BC). Increasing the groundwater levels and enhancing of peat accumulation, associated with general climate changes, can be dated to be around 760–370 BC (the Sub-Atlantic cooling) and after 1408 AD («Little Ice Age»). The results of pollen analysis allow us to conclude that the vegetation of the river Vorskla terraces combined forests with a predominance of oak and meadow-steppe elements throughout the second half of the Holocene. Coniferous did not take significant participation in the vegetation cover. Sharp shifts of vegetation types due to regional climate changes, described in other regions of the forest steppe zone, have not been identified in the studied peat bogs. We can assume that due to the small size of the reservoirs (less than 5 ha), they mainly reflected the vegetation of the lower levels of the river valley, as well as local variations related to local hydrological conditions and the history of economic development. Several periods of intensive economic activity on the terraces of the river Vorskla were revealed. Signs of deforestation and agriculture (pollen of cultivated cereals and arable weeds) were found in the sediments dating from about 2300–2000 BC (Bronze Age), 1200–900 BC (Bronze - early Iron Age) and 13-15th century (the Middle Ages).

Key words: pollen analysis, vegetation history, palaeosols, Central Russian upland, anthropogenic changes, forest-steppe.

Acknowledgement. This study was partially supported by the Russian Scientific Foundation, project № 14-17-00171 (the review of ideas about the environmental development in the Holocene and discussion of the results) and Russian Foundation for Basic Research, project № 12-04-01511-a (field and laboratory studies).

¹ Ershova Ekaterina Georgievna, M.V. Lomonosov Moscow State University (eershova@rambler.ru); ² Chendev Yurii Georgievich, Belgorod state national research University (Chendev@bsu.edu.ru); ³ Alexandrovskii Aleksandr Leont'evich, Institute of geography RAS (alexandrovskiy@mail.ru); ⁴ Shapovalov Aleksandr Semenovich, State natural reserve Belogorye (info@zapovednik-belogorye.ru); ⁵ Ponomarenko Elena Viktorovna, University of Ottawa, Canada (ecosystemarchaeology@gmail.com).

УДК 581.33: 561.5(477)

ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ МЕТОДИК ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ СПОРОДЕРМ

Н.Е. Завьялова¹, С.В. Полева², М.В. Теклева³, А.Г. Богданов⁴

Хотя трансмиссионная электронная микроскопия остается непревзойденным инструментом для изучения ультраструктуры ископаемых палинологических объектов, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия (в том числе Airyscan и SR-SIM микроскопия), ТЭМ-томография, синхротронная рентгеновская томография и сканирующая электронная микроскопия (включая изучение полутонких срезов и метод ионного травления) также могут быть применены с разной долей успеха. Отчетливо заметна потребность в неразрушающих методах исследования ископаемого материала, а также в более совершенных способах реконструкции трехмерной организации объектов.

Ключевые слова: ТЭМ, ТЭМ-томография, КЛСМ, синхротронная рентгеновская томография, СЭМ, ультраструктура, ископаемые споры и пыльцевые зерна.

Наиболее детальную информацию о внутреннем строении палинологических объектов в настоящее время можно получить с помощью трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ). Однако у этого метода есть серьезные недостатки: трудоемкость, обусловленная продолжительной подготовкой объекта для исследования; опасность утраты части образцов в процессе подготовки; деструктивность метода, из-за чего некоторые объекты (голотипы таксонов и другие редкие и/или ценные экземпляры) оказываются недоступными для изучения, а уже изученные объекты (сохранившиеся лишь в виде оставшихся после ультратомии блоков и срезов на сетках) нельзя изучать повторно в полной мере. Палиноморфологи ищут способы снижения отрицательного влияния этих особенностей метода ТЭМ на результаты исследований, а также не оставляют надежды усовершенствовать процесс исследования путем применения альтернативных или дополняющих методик.

В данной статье мы рассмотрим возможности изучения внутреннего строения ископаемых спородерм методами конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ), ТЭМ-томографии, синхротронной рентгеновской томографии (СРТ) и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). К достоинствам КЛСМ относятся более высокая разрешающая способность

по сравнению с традиционной световой микроскопией, возможность изучать обычные палинологические препараты без дополнительной подготовки (в том числе и постоянные препараты с голотипами палинологических таксонов), получать серии виртуальных срезов всего объекта, выполнять на их основе трехмерные реконструкции, произвольно выбирать направление виртуальных срезов уже реконструированного объекта, реконструировать поверхность объекта, рассматривать объект с разных сторон. При изучении с помощью КЛСМ объект не разрушается. Единственный, но очень серьезный недостаток КЛСМ – более низкая разрешающая способность по сравнению с электронной микроскопией.

Идея конфокального светового микроскопа была впервые реализована в 1951 г. Марвином Минским в Массачусетском университете, США. Она состояла в том, что в оптическую систему вводили специальную диафрагму, названную конфокальной. Эта диафрагма (pinhole) пропускала в окуляр только лучи, формирующие изображение плоскости объекта, на которую в данный момент сфокусирован объектив (так называемое изображение оптического среза), и задерживала лучи, формирующие несфокусированные изображения слоев объекта, лежащих выше и ниже. Получаемое в такой оптической

¹ Завьялова Наталья Евгеньевна – зав. лабораторией палеоботаники Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), канд. биол. наук (zavial@paleo.ru); ² Полева Светлана Вячеславовна – вед. науч. сотр. кафедры морфологии и систематики высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (compositae@list.ru); ³ Теклева Мария Владимировна – ст. науч. сотр. ПИН РАН, канд. биол. наук (tekleva@mail.ru); ⁴ Богданов Анатолий Георгиевич – вед. инженер межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (angeor@list.ru).

системе изображение отличалось повышенной четкостью. Потенциал этого изобретения был полностью реализован только после изобретения лазеров, фотоэлектронных умножителей (ФЭУ), ПЗС(ССТD)-камер, а также компактных быстродействующих компьютеров. В результате был разработан КЛСМ, позволяющий получать многомерные массивы данных, описывающих пространственную структуру микрообъектов, и гибко манипулировать ими.

В большинстве случаев КЛСМ применяют для работы с современными объектами, однако этот метод опробовали и для изучения ископаемых пыльцевых зерен. В опубликованных работах по реконструкции структуры пыльцевых зерен с помощью КЛСМ изображения имеют значительно более высокую четкость, чем фотографии, полученные с помощью обычного просвечивающего светового микроскопа (e.g., Hochuli, Burkhardt, 2013).

Использование КЛСМ для изучения поверхности объектов ограничивает его более слабая, по сравнению с СЭМ, разрешающая способность. В результате поверхность реконструируется слишком упрощенно, а в случае поверхности со скульптурными элементами мельче 0,3 мкм получается ложная картина. Поэтому требуется повторное изучение с помощью СЭМ, а исследование скульптуры поверхности с помощью КЛСМ во многом лишается смысла. При изучении крупных элементов поверхности (например, крупного шипа над порой пыльцевого зерна *Wodehouseia spinata*; Tekleva et al., 2012) могут оказаться полезными такие возможности КЛСМ, как виртуальный наклон образца на любой угол и помещение виртуального источника света под произвольным углом к объекту. Конфокальный микроскоп, позволяющий виртуально рассматривать с разных сторон палинологические объекты сложной архитектуры, несомненно полезен при их изучении (Теклева и др., 2014; Tekleva et al., 2015; рисунок, А, Б).

Внутреннее строение пыльцевых зерен можно наблюдать на виртуальных срезах. Возможность полностью пройти срезами объект, четко выбрать направление срезов, выполнить срезы одного и того же объекта под разными углами, не разрушая объект, выгодно отличает КЛСМ от ТЭМ, но нивелируется более низкой разрешающей способностью КЛСМ, не позволяющей различить детали ультраструктуры. Более того, сравнение виртуальных срезов КЛСМ и срезов ТЭМ показывает, что реконструкции внутреннего строения, выполненные с помощью только

КЛСМ, могут давать ложные картины (Гаврилова и др., 2015).

Тем не менее КЛСМ может быть полезным дополнением к основным инструментам исследования. Например, при первоначальном исследовании пыльцевых зерен из микропиле семян юрских голосеменных оставались сомнения относительно их апертурного типа (Zavialova et al., 2016). В СМ пыльцевые зерна выглядели однобороздными, но полной уверенности не было, так как пылинки были наложены друг на друга и на кутикулу, а их общую морфологию в СМ было трудно рассмотреть. На срезах группы пыльцевых зерен в ТЭМ границы разных пыльцевых зерен и ориентация среза по отношению к каждой из пылинок были трудноразличимы. Кроме того, их ультраструктура демонстрировала определенное сходство с некоторыми трехбороздными *Eucommiidites*. Виртуальные срезы КЛСМ, выполненные через КЛСМ-реконструкцию группы пыльцевых зерен, удалось сориентировать так, чтобы сделать поперечные срезы одной из пылинок на разных уровнях и убедительно показать наличие единственной борозды (Zavialova et al., 2016).

КЛСМ полезен при изучении средних и крупных спор и пыльцевых зерен (30–100 мкм). Применение этого метода целесообразно, когда надо определить наличие, характер и протяженность полостей в оболочке (в случае палиноморф со сложным строением оболочки) для дальнейшей правильной ориентировки направления срезов ТЭМ. Однако и здесь могут возникнуть сложности в зависимости от специфики объекта (например, изучение мегаспор *Maexisporites*, Гаврилова и др., 2015).

Airyscan – модуль конфокального микроскопа, который использует 32-канальный детектор эмиссионного сигнала вместо обычного, точечного. В результате имеется возможность существенно улучшить соотношение сигнал/шум от образца, разрешение и скорость сканирования и подобрать оптимальные значения для этих параметров. Для ископаемых пыльцевых зерен, которые дают более слабую эмиссию, чем современные, удалось получить изображения, сопоставимые по яркости и разрешению с современными образцами (Sivaguru et al., 2016).

Метод высокочастотной SR-SIM-микроскопии предусматривает использование высокочастотного структурированного освещения, обеспечивающего разрешение до 85 нм (при возбуждении лазером 488 нм). Структурированное освещение позволяет избавиться от муара,

размывающего изображение, и получить значительно более четкие изображения с высоким разрешением. В сочетании с высокоскоростной камерой сканирования этот метод позволяет получать и обрабатывать изображения значительно быстрее, что снижает нагрузку на красители и образец (Sivaguru et al., 2016).

При опробовании на ископаемом материале оба метода дали хорошие результаты, но принципиально не изменили оценку перспектив конфокальной микроскопии. Применение модулей Airyscan и SR-SIM сулит получение более четких изображений, но не позволяет достичь разрешения электронных микроскопов (СЭМ, ТЭМ). Свойство ископаемого материала слабо воспринимать флуоресцентные красители (и чем древнее образец, тем слабее эмиссия от него) создает дополнительные сложности для высокоразрешающей SR-SIM-микроскопии.

Таким образом, конфокальная микроскопия не может заменить основные электронно-микроскопические методы исследования, но может быть использована как дополнение к ним, а также для решения некоторых специфических задач.

ТЭМ-томография – относительно новый метод. Насколько нам известно, он еще не использовался для изучения ископаемых палинологических объектов. Метод был опробован на пыльцевых зернах современного *Ginkgo biloba* L. Работы по изучению пыльцевых зерен гинкго с помощью ТЭМ проводили неоднократно, но описания ультраструктуры инфратектума у разных авторов не совпадали. Каждая интерпретация была подкреплена соответствующими иллюстрациями, где инфратектум был представлен как гранулярный, ячеистый или псевдостолбиковый. Выявление корректного типа инфратектума было необходимо для однозначной интерпретации ботанической принадлежности дисперсных ископаемых пыльцевых зерен, возможно принадлежавших гинкговым (Zavialova et al., 2011).

Инфратектум экзины *G. biloba* был изучен на серии срезов. По изменяющимся от среза к срезу очертаниям индивидуальных структурных элементов был сделан вывод о псевдостолбиковом типе инфратектума. Параллельно с исследованием с помощью традиционного ТЭМ, была выполнена ТЭМ-томография. Полутонкий срез толщиной 250 нм был многократно сфотографирован на аналитическом ТЭМ с ускоряющим напряжением 200 кВ при изменении угла на-

клона в диапазоне от -60° до $+60^\circ$ (с шагом 1°), из этих снимков был сгенерирован суммарный файл (который можно просматривать как видеofilm для предварительной оценки результата), а затем на его основе с помощью специальной программы была построена трехмерная модель. Для томографии был найден участок среза спородермы, который удовлетворял требованиям метода (располагался близко к центру сетки и в средней части ячейки, был более или менее перпендикулярен спородерме и содержал два элемента, которые можно было рассмотреть в объеме, располагался более или менее перпендикулярно оси поворота держателя образца). Результаты подтвердили выводы, сделанные с помощью традиционного ТЭМ. Однако изображения получились неудовлетворительного для публикации качества, что особенно заметно в сравнении с классическими микрографиями ТЭМ. Вполне возможно, что ТЭМ-томография перспективна для изучения ископаемых палинологических объектов. Необходимо дальнейшее совершенствование приборной базы и программного обеспечения, а также отработка методики подготовки объекта исследований.

Метод ТЭМ-томографии в полной мере раскрывает свои возможности на образцах, имеющих хорошую электронную контрастность и закрепленных на углеродных подложках без использования заливочных сред (суспензии биологических макромолекул, агрегаты вирусных частиц и т.п.; Попинако, Соколова, 2012). В этих случаях 3D-модели получаются четкими при использовании максимально широкого диапазона углов наклона (до $\pm 70^\circ$ и более). Присутствие заливочной среды (независимо от свойств залитого объекта) сильно снижает электронную прозрачность среза при углах наклона выше 60° , что делает практически невозможной фокусировку. В результате информативность полученных моделей значительно снижается. Если в дальнейшем окажется возможным растворить заливочную среду с сохранением взаимного расположения всех деталей ультраструктуры, ценность метода ТЭМ-томографии для палиноморфологов значительно повысится. На современном аппаратном и компьютерном уровне 3D-ТЭМ-реконструкции объектов крупнее кубического микрометра пока никто не публикует.

В последнее время различные томографические методы находят все более широкое применение при изучении мезофоссилий. Основное преимущество этих методов заключается в том,

что исследуемый объект не разрушается. Более того, иногда даже не требуется извлечения палеонтологического остатка из породы. К сожалению, разрешающая способность большинства типов томографов недостаточна для того, чтобы использовать их для изучения палинологических объектов. Исключением, возможно, окажется синхротронная рентгеновская томография (СРТ). Например, с помощью СРТ были изучены соцветия из меловых отложений Франции (Moreau et al., 2014). В работе впервые достигнута разрешающая способность 50 нм. Для пыльцевых зерен, находящихся в пыльниках, удалось определить размеры, количество борозд, различить сетчатую поверхность экзины, определить ее толщину, различить столбики. Хотя синхротронный рентгеновский томограф далек по разрешающей способности от ТЭМ (таблица), его применение позволило получить основную информацию об общей морфологии пыльцевых зерен и некоторые сведения об ультраструктуре их экзины без разрушения уникального объекта.

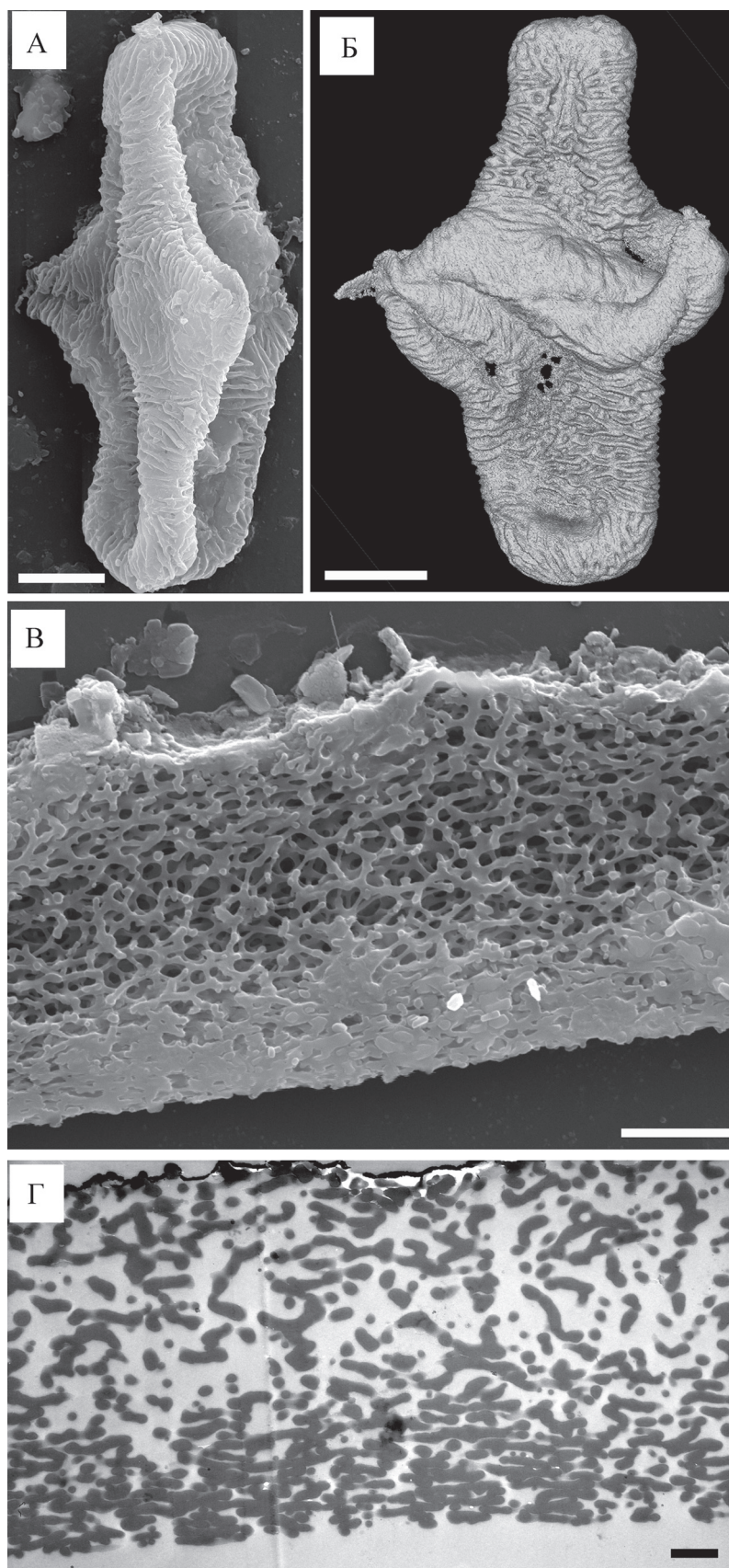
ТЭМ дает двухмерные изображения ультраструктуры объекта, на основании которых палиноморфолог должен корректно реконструировать трехмерную картину внутреннего строения спородермы. Для крупных палинологических объектов, таких как мегаспоры, неплохим подспорьем для выполнения этой задачи оказываются сколы спородермы, изученные с помощью СЭМ (Zavialova, Turnau, 2012). Хотя СЭМ проигрывает в детальности изображения ТЭМ, и на СЭМ-фотографиях нельзя распознать слишком плотно упакованные структуры и детали, различимые по электронной плотности, на них можно непосредственно (без реконструкций)

рассмотреть объемное устройство спородермы. Комбинированный анализ таких СЭМ- и ТЭМ-изображений одного и того же объекта позволяет получить более корректную реконструкцию (рисунок, В, Г). При изучении сколов ряд обстоятельств затрудняет получение информации. Скол нельзя точно сориентировать. Скол можно наблюдать сбоку, если наклонить столик, но перпендикулярно его поставить невозможно – нельзя выполнить корректные измерения толщины спородермы и отдельных ее слоев, а также получить равномерно освещенные изображения хорошего качества. Несравненно удобнее и информативнее просмотреть в СЭМ серию полутонких срезов толщиной от одного до нескольких микрометров. Такие срезы можно выполнить с помощью ультрамикротомы с обычных блоков, подготовленных для ТЭМ, после чего растворить заливочную среду, а срезы перенести на столик СЭМ (Zavialova, Karasev, 2017; рисунок, В).

Метод ионного травления давно применяется для пробоподготовки к электронной микроскопии в материаловедении. С широким внедрением в практику СЭМ электронно-ионных (двухлучевых) приборов его использование стало возможным и для решения некоторых биологических задач. На образце с помощью СЭМ выбирается интересующее исследователя место, в нем ионным лучом протравливается срез, который рассматривается в СЭМ (Polevova, 2010). Очевидные достоинства метода – контролируемый выбор места для вытравливания (чего нельзя достичь при изготовлении сколов), а также возможность постепенного стравливания части образца для изучения последовательных срезов на массивном объекте. Это последнее свойство используется для построения трехмерных

Сравнение разрешающей способности микроскопов и томографов при изучении биологических объектов

Метод		Разрешающая способность
Традиционная световая микроскопия		предельная 0,2 мкм, реальная 1 мкм (=1000 нм)
Конфокальная лазерная сканирующая микроскопия		0,2 мкм (= 200 нм)
Синхротронная рентгеновская нанотомография		50 нм
Сканирующая электронная микроскопия	с вольфрамовыми термоэмиссионными катодами	паспортное разрешение 3 нм, реальное 4–5 нм
	с полевыми электронными пушками	паспортное разрешение 1 нм, реальное 2–3 нм
Трансмиссионная электронная микроскопия		паспортное разрешение 0,3 нм, реальное 1 нм



Скульптура поверхности пыльцевых зерен *Pseudointegricarpus clarireticulatum* (Samoilovitch) Takahashi из маастрихта Зей-Буреинской впадины: А – СЭМ, Б – КЛСМ; структура спородермы мегаспоры *Otynisporites tuberculatus* Fuglewicz 1977 из индских отложений Кировской обл.: В – СЭМ, Г – ТЭМ. Масштабные отрезки 10 мкм (А, Б), 5 мкм (В), 1 мкм (Г)

реконструкций по серийным срезам с самым маленьким шагом. Если минимальная толщина ультратонкого среза 20 нм, то в случае травления срезы могут быть сколь угодно тонкими. К сожалению, применительно к палеонтологии у метода есть несколько существенных недостатков. Травление ионным лучом – разрушающий метод. После травления не остается материальных срезов, только файлы электронных изображений. Контрастность получаемых срезов сильно зависит от восприимчивости материала к контрастерам. Для ископаемого материала она пока очень низкая (Villanueva-Amadoz et al., 2012).

Публикация подготовлена при поддержке РФФИ, проект № 14-04-00044 для Н.Е. Завьяловой и проект №17-04-01094 для С.В. Полевой и М.В. Теклевой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Гаврилова О.А., Завьялова Н.Е., Теклева М.В., Носова Н.В., Горденко Н.В., Карасев Е.В., Маркевич В.С., Бугдаева Е.В. Морфологические и анатомические исследования остатков ископаемых высших растений с помощью конфокального микроскопа // Мат-лы междунар. конф. «XIII Московское совещание по филогении растений: филогения и морфологическая эволюция. 50 лет без К.И. Мейера». 2015. С. 89–93 [Gavrilova O.A., Zav'yalova N.E., Tekleva M.V., Nosova N.V., Gordenko N.V., Karasev E.V., Markevich V.S., Bugdaeva E.V. Morfologicheskie i anatomicheskie issledovaniya ostatkov iskopaemykh vysshikh rastenii s pomoshch'yu konfokal'nogo mikroskopa // Mat-ly mezhdunar. Konf. «XIII Moskovskoe soveshchanie po filogenii rastenii: filogeniya i morfologicheskaya evolyutsiya. 50 let bez K.I. Meiera». 2015. S. 89–93].
- Попинако А., Соколова О. Как предсказать неизвестную структуру белка // Природа. 2012. Т. 7. С. 33–38 [Popinako A., Sokolova O. Kak predskazat' neizvestnyuyu strukturu belka // Priroda. 2012. T. 7. S. 33–38].
- Теклева М.В., Маркевич В.С., Бугдаева Е.В., Сунь Ге, Гаврилова О.А. Строение пыльцевых зерен *Pseudointegricorpus clarireticulatum* (Samoilovitch) Takahashi // Палинологическая школа-конференция с международным участием «Методы палеоэкологических исследований». 2014. С. 88–89 [Tekleva M.V., Markevich V.S., Bugdaeva E.V., Sun' Ge, Gavrilova O.A. Stroenie pyl'tsevykh zeren *Pseudointegricorpus clarireticulatum* (Samoilovitch) Takahashi // Palinologicheskaya shkola-konferentsiya s mezhdunarodnym uchastiem «Metody paleoekologicheskikh issledovaniy». 2014. S. 88–89].
- Hochuli P. A., Feist-Burkhardt S. Angiosperm-like pollen and *Afropollis* from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (northern Switzerland) // *Frontiers in plant science*. 2013. Vol. 4. P. 344.
- Moreau J.D., Cloetens P., Gomez B., Daviero-Gomez V., Néraudeau D., Lafford T.A., Tafforeau P. Multiscale 3D virtual dissections of 100-million-year-old flowers using X-Ray synchrotron micro- and nanotomography // *Microscopy and Microanalysis*. 2014. Vol. 20. № 01. P. 305–312.
- Polevova S. An attempt of ion etching processing for revealing surface structure of modern pollen grains. Abstracts of the 8th European Palaeobotany-Palynology Conference, Budapest, Hungary, 6–10 July 2010. 2010. P. 194.
- Sivaguru M., Urban M.A., Fried G., Wesseln C.J., Mander L., Punyasena S.W. Comparative performance of airyscan and structured illumination superresolution microscopy in the study of the surface texture and 3D shape of pollen // *Microscopy Research and Technique* 2016. Aug 1. doi: 10.1002/jemt.22732.
- Tekleva M., Markevich V., Bugdaeva E., Sun Ge, Gavrilova O. *Pseudointegricorpus clarireticulatum* (Samoilovitch) Takahashi: morphology and ultrastructure // *Historical Biology*. 2015. P. 1–11.
- Tekleva M.V., Markevich V.S., Bugdaeva E.V., Sun G. Morphology and ultrastructure of *Wodehouseia* pollen. *Japan. J. Palynology*. 2012. Vol. 58 (8 Special Issue). P. 234.
- Villanueva-Amadoz U., Benedetti A., Méndez J., Sender L.M., Diez J.B. Focused ion beam nano-sectioning and imaging: a new method in characterisation of palaeopalynological remains // *Grana*. 2012. Vol. 51 P. 1–9.
- Zavialova N., Karasev E. The use of the scanning electron microscope (SEM) to reconstruct the ultrastructure of sporoderm // *Palynology*. 2017. Vol. 41. N 1. P. 89–100.
- Zavialova N., Markevich V., Bugdaeva E., Polevova S. The ultrastructure of fossil dispersed monosulcate pollen from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Russia // *Grana*. 2011. Vol. 50. N 3. P. 182–201.
- Zavialova N., Nosova N., Gavrilova O. Pollen grains associated with gymnospermous mesofossils from the Jurassic of Uzbekistan // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2016. Vol. 233. P. 125–145.
- Zavialova N., Turnau E. Morphology and wall ultrastructure of some Middle Devonian dispersed megaspores from northern Poland // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2012. Vol. 171. P. 103–123.

PROSPECTS OF METHODS FOR STUDIES OF FOSSIL SPORODERMS

*N.E. Zavialova*¹, *S.V. Polevova*², *M.V. Tekleva*³, *A.G. Bogdanov*⁴

Although transmission electron microscopy has remained the best tool to study the ultrastructure of fossil pollen and spores, other methods also might be useful, such as confocal laser scanning microscopy (including Airyscan and SR-SIM), TEM-tomography, X-Ray synchrotron tomography, and scanning electron microscopy (including observations of semithin sections and ion etching). Currently, non-destructive methods are obviously wanted as well as more elaborated methods to reconstruct a three-dimensional inner morphology of studied objects.

Key words: TEM, TEM-tomography, CLSM, X-Ray synchrotron tomography, SEM, ultrastructure, fossil spores and pollen.

Acknowledgement. The study was performed with financial support of Russian Foundation for Basic Research, project № 14-04-00044 for N.Zavialova and project №17-04-01094 for S. Polevova and M. Tekleva.

¹ Zavialova Natalia E., Laboratory of paleobotany, A.A. Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences (PIN RAS) (zavial@paleo.ru); ² Polevova Svetlana V., Department of higher plants, Biological Faculty, M.B. Lomonosov Moscow State University (compositae@list.ru); ³ Tekleva Maria V., PIN RAS (tekleva@mail.ru); ⁴ Bogdanov Anatoly G., Laboratory of electron microscopy, Biological Faculty, M.B. Lomonosov Moscow State University (angeor@list.ru).

УДК 581.5

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЛИСТОВО-ЛОВАТСКОЙ БОЛОТНОЙ СИСТЕМЫ ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

М.Б. Носова¹, Е.Э. Северова², О.А. Волкова³

На территории Полистово-Ловатской болотной системы (южная часть Приильменской низменности, Псковская обл.) изучен разрез озерно-болотных отложений Городок (160 см, 4200 кал. л.н.). Получены новые данные о естественной и антропогенной динамике растительности на локальном и региональном уровнях. Основное внимание уделено антропогенной составляющей палинологических спектров. Сравнение трех пыльцевых диаграмм с этой территории выявило синхронность антропогенных изменений растительности и различия степени участия антропогенных индикаторов в зависимости от местоположения разреза и его удаленности от возможного источника пыльцы.

Ключевые слова: палинология, голоцен, Псковская область, Полистово-Ловатская болотная система, антропогенные индикаторы.

Условия формирования и динамика растительности и климатов голоцена на северо-западе европейской части России имеют богатую историю исследования. С помощью современных методов изучена природная обстановка Карелии (Елина и др., 1996; Филимонова, 1995; Jankovska et al., 1999), Ленинградской обл. (Субетто и др., 2002; Сапелко, 2012), а также соседних Беларуси (Еловичева, 1993; Zernitskaya, Mikhailov, 2008) и Прибалтики (Koff, Kangur, 2003; Poska et al., 2004). Ряд исследований посвящен истории развития природной среды в голоцене на территории Псковской обл. (Богдановская-Гиенэф, 1969; Лесненко, 1976; Гуман, 1978; Дзюба, 1988; Еремеев и др., 2010; Davydova et al., 2001). Данные о палеоэкологии этой территории важны как для корреляций изменений палеорастительности и палеоклиматических событий в пределах всего Северо-Запада, так и для изучения особенностей формирования пыльцевых спектров в условиях крупной болотной системы. Настоящая работа является составной частью комплексных исследований, проводимых на территории Государственного природного заповедника Полистовский. Проведенная ранее реконструкция климата по палинологическим данным, по-

лученным в центре болотного массива (разрез Кокоревское, 10 500 лет), позволила оценить региональные климатические тренды в голоцене (Носова и др., 2016). Изучение разреза Плавница (6500 лет) в месте предполагаемого латерального заболачивания позволило проследить стадии развития болотного массива в ходе слияния отдельных центров болотообразования (Nosova et al., 2017). История растительности участка, прилегающего к археологическому памятнику в урочище Городок на оз. Цевло, изучена нами по результатам палинологического анализа и анализа макроостатков разреза «Городок».

Сопоставление результатов изучения трех разрезов дало возможность оценить степень достоверности данных и проанализировать влияние условий формирования пыльцевых спектров на выраженность их антропогенной составляющей.

Материалы и методы

Образцы торфа в урочище Городок были получены из разреза, расположенного в 100 м от разведанного археологами городища между озерами Цевло и Деревенец (N 57°04,712' E 030°17,023'), которое датируется приблизительно концом I – началом II тыс. н.э. (рис. 1). В настоящее время

¹ Носова Мария Борисовна – науч. сотр. Главного ботанического сада РАН, канд. биол. наук (mashanosova@mail.ru); ² Северова Елена Эрастовна – вед. науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (elena.severova@mail.ru); ³ Волкова Ольга Александровна – науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (centaurea57@yandex.ru).

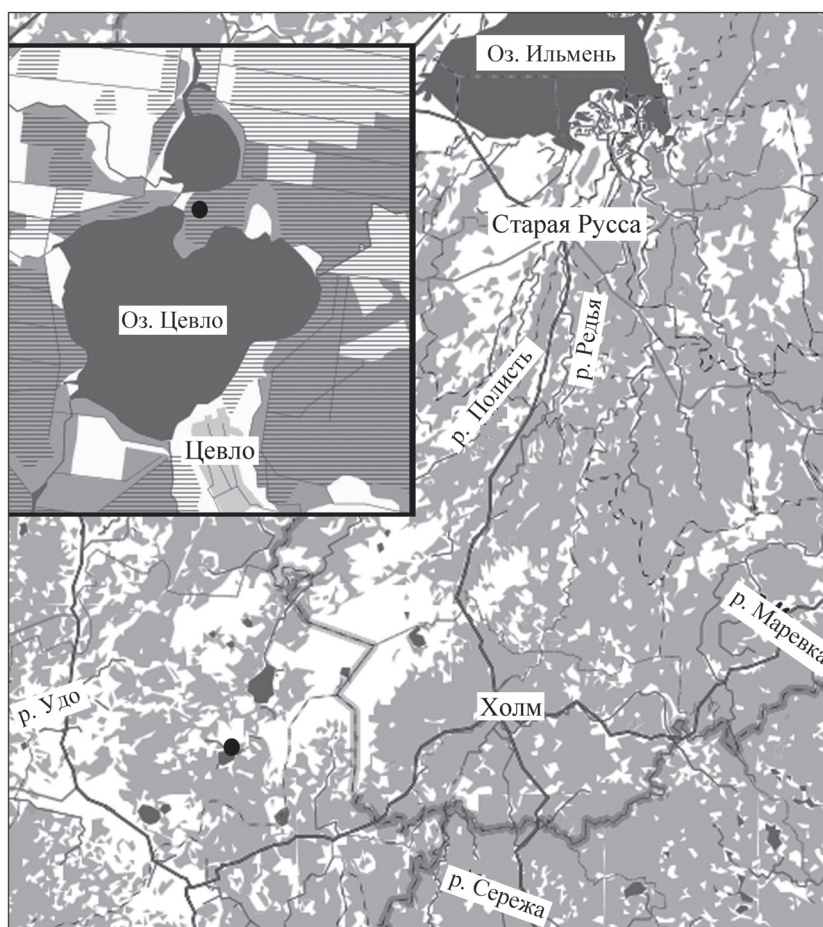


Рис. 1. Карта исследуемого района (точкой обозначено место отбора проб)

растительность этого участка представляет собой мезотрофное болото, поросшее сосной и березой. На поверхности болота имеются следы недавней гари.

Колонка глубиной 160 см была разделена на две серии образцов для палинологического анализа и анализа макроостатков с интервалом 2–4 см в верхней части (до глубины 110 см) и 1–2 см в нижней части. Радиоуглеродное датирование девяти образцов из параллельной колонки проведено в Лаборатории радиоуглеродного датирования Института географии РАН. Модель скорости роста отложения построена в программе Chron 3.1. Ботанический анализ торфа проведен по стандартной методике (Тюремнов, 1976) аналитиком Н.В. Стойкиной (Лаборатория болотоведения Института биологии КарНЦ РАН). Лабораторная обработка образцов для палинологического анализа осуществлена щелочным методом Поста (Moore et al., 1990). Подсчет вели до 500 пыльцевых зерен деревьев и кустарников. Содержание пыльцевых таксонов в спектрах выражено в процентах от общей суммы пыльцы без учета локальных таксонов (спор сфагновых

мхов и пыльцы водных растений). Для построения диаграмм использовали программы TILIA и TGView (Grimm, 1991). Параллельно с палинологическим анализом проводили подсчет микрочастиц угля, разделяя при этом их на две фракции (>40 мкм и <40 мкм). Содержание угольных частиц выражено в процентах от общей суммы пыльцы.

Результаты и обсуждение

Результаты радиоуглеродного датирования и построение геохронологической модели (рис. 2) показали, что отложение накапливалось неравномерно. С глубины 1,6 м (4200 кал. л. н.) до глубины 1,48 м (3290 кал. л.н.) накопление отложений происходило медленно, скорость составляла 0,13 мм/год. Затем, в период с 3200 до 2000 кал. л.н. скорость торфонакопления возросла и составила 0,3 мм/год, после чего процесс осадконакопления вновь замедлился и с 2000 до 1200 кал. л.н. составил 0,14 мм/год. После 1200 кал. л.н. залежь начинает расти быстрее – сначала со скоростью 0,2 мм/год, а после 700 кал. л.н. скорость составила 0,74 мм/год.

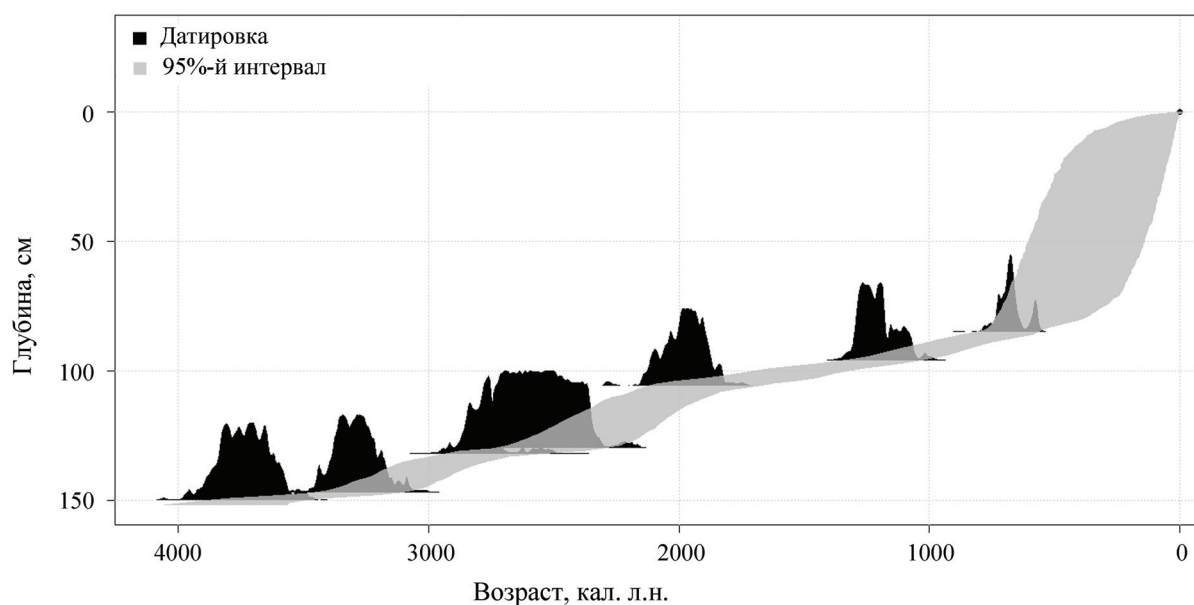


Рис. 2. Модель роста торфяной толщи

Анализ микрочастиц угля показывает, что залежь неоднократно горела. Угольные прослойки, зарегистрированные визуально лишь частично совпадают с пиками содержания углей, учтенных в образцах. Большая часть угольных прослоек сосредоточена в нижней части разреза, приблизительно 400 кал. л.н. пожары закончились.

Анализ макроостатков в торфе. По результатам анализа макроостатков в торфе построена диаграмма (рис. 3), в которой выделены 7 зон.

Зона 1 (160–140 см), преобладают остатки *Equisetum* и *Phragmites*, присутствуют остатки *Menyanthes*, трех видов осок (*Carex lasiocarpa*, *C. chordorrhiza*, *C. limosa*) и березы. Единично встречаются остатки сфагновых мхов и ивы.

Зона 2 (140–130 см), увеличивается участие осок и ивы, в значимых количествах появляются макроостатки сосны.

Зона 3 (130–80 см) характеризуется резким снижением участия видов, произрастающих на мелководье (*Equisetum* и *Phragmites*). Преобладают осоки, содержание остатков сосны и *Menyanthes* достигает максимальных значений, сфагновые мхи увеличивают свое участие, появляются остатки *Eriophorum* и вересковых кустарничков. Происходит осушение и мезотрофизация болота.

Зона 4 (80–50 см), преобладают остатки *Carex lasiocarpa*, заметное участие в формировании залежи принимают *Carex limosa*, *C. chordorrhiza* и сфагновые мхи секции *Subsecunda*. Уменьшается участие топяных таксонов, сосны и ивы, появляются остатки *Scorpidium cossonii* и *Scheuchzeria*.

Зона 5 (50–40 см) значительно отличается от предыдущей и последующей. Резко изменяется видовой состав осок (*C. lasiocarpa* замещается *C. limosa* и *C. chordorrhiza*), увеличивается участие *Scorpidium* и *Comarum*.

Зона 6 (40–20 см), происходит постепенная олиготрофизация болота. Вновь увеличивают участие остатки *Betula* и *Pinus*. Появляются макроостатки *Sphagnum centrale* и *S. obtusum*, уменьшается участие осок.

Зона 7 (20–0 см), преобладают *Sphagnum centrale* и *S. magellanicum*, появляются остатки *S. angustifolium* и *S. fallax*, присутствуют остатки березы и сосны.

Мы предполагаем, что локальная растительность участка болота в месте отбора проб в начале формирования (около 4200 лет назад) представляла собой озерное мелководье с зарослями хвоща, тростника, осок и вахты. Возможно, формировались сплавины. Подобная растительность существует на мелководьях оз. Цевло и в настоящее время. Предположительно, 4200–3000 кал. л.н. это место было постоянно или время от времени залито водой, а полуостров мог быть островом. Позже (3000–2500 кал. л.н.), после снижения уровня воды, на этом участке сформировалась лесотопяная растительность. В период 2500–1000 кал. л.н. происходила постепенная мезотрофизация болота. В этой зоне наблюдается максимум макроостатков сосны и березы, что позволяет предположить существование мезотрофного болота лесотопяного характера, поросшего сосной и березой. В период 1100–600 кал. л.н.

происходила дальнейшая олиготрофизация болота, позже (600–300 л.н.) прерывающаяся кратковременным изменением условий на более эвтрофные и влажные. В последние 200–300 лет залежь приобретает олиготрофный облик и очень быстро растет вверх. Картина локальных смен растительности осложнялась регулярными пожарами, вероятно, антропогенного происхождения. Верхняя (на момент пожара) часть залежи регулярно выгорала и характер растительности в послепожарный период менялся временно на более эвтрофный.

Палинологический анализ

По результатам палинологического анализа отложений построена процентная диаграмма, на которой выделены семь пыльцевых зон (PAZ) (рис. 4).

PAZ 1 (160–145 см). В нижней части диаграммы в спектрах преобладает пыльца ели (до 30%) и сосны при заметном участии ольхи и березы. Участие пыльцы широколиственных пород невысокое, что, возможно, связано с влиянием локальных условий. В диаграммах Плавница и Кокоревское в это время участие широколиственных пород значительное и лишь немного снижено по сравнению с атлантическим оптимумом. В нижней части диаграммы отмечено максимальное содержание угольных частиц и встречена крупная пыльца злаков типа *Cerealia*. Высокое содержание пыльцы *Syringaceae* и *Roaceae* в этой зоне может быть связано с прибрежно-водной осоково-злаковой растительностью.

PAZ 2 (145–132 см). Повышается содержание пыльцы *Alnus* и *Salix*. Обращает на себя внимание относительно высокое содержание *Ulmus* (до 3%) и *Quercus* (до 4%), датируемое временем 3500–3000 кал. л.н. Выше по разрезу возрастает содержание пыльцы ольхи (<30%) и березы. Участие в спектре пыльцы травянистых растений заметно снижено.

PAZ 3 (132–107 см). В этой зоне наблюдается стабильно высокое содержание пыльцы *Picea* и *Betula*, продолжается постепенное снижение участия пыльцы широколиственных пород. Процентное содержание и разнообразие пыльцы трав минимально, антропогенные индикаторы отсутствуют. В верхней части зоны визуально выделяется угольная прослойка, выше которой происходит резкое изменение состава пыльцевого спектра.

PAZ 4 (107–80 см). Зона выделена на уровне резкого снижения содержания пыльцы *Picea* и широколиственных пород при увеличении содер-

жания пыльцы *Pinus*. Кроме того, уменьшается и достигает минимума участие пыльцы *Alnus* в составе спектра, увеличивается содержания пыльцы *Betula nana*. Содержание частиц угля повышается. При сохранении низкого участия, повышается разнообразие недревесной пыльцы. Пыльца *Cerealia* встречается единично, содержание пыльцы *Syringaceae* снижается. В период около 1300–1000 кал. л.н. на диаграмме заметны резкие колебания кривых пыльцы и спор многих локальных (*Sphagnum*, *Syringaceae*, *Ericaceae*, *Roaceae*) и региональных (*Picea*, *Pinus*, *Betula*, *Alnus*) таксонов, что отражает значительные изменения природной среды территории.

PAZ 5 (80–37 см). При стабильно низком содержании пыльцы *Picea* увеличивается участие пыльцы *Betula* и стабилизируется участие *Alnus* в составе спектров. Содержание пыльцы широколиственных пород постепенно уменьшается вверх по разрезу. Угольные частицы и пыльца хлебных злаков встречаются более регулярно. Доля пыльцы трав возрастает до 25%, ее разнообразие также растет. В этой зоне резко снижается содержание спор *Sphagnum* и возрастает участие осок.

PAZ 6 (37–10 см). В верхней части диаграммы, отражающей период 300–100 кал. л.н., на фоне максимального содержания и разнообразия пыльцы трав снижается содержание пыльцы ели, пыльца широколиственных пород встречается единично. Максимальное участие антропогенных индикаторов отмечено в период 100–200 кал. л.н.

PAZ 7 (10–0 см). Субфоссильные спектры верхней части залежи отражают современное состояние региональной и локальной растительности: высокое участие сосны и березы, отсутствие пыльцы культурных злаков, низкое разнообразие недревесных пыльцевых типов. Эти изменения отражают уменьшение антропогенного воздействия на территорию во второй половине XX в.

Нижняя часть залежи сформировалась в начале суббореального периода голоцена. Зональная растительность на северо-западе европейской части России в это время была представлена широколиственными и хвойно-широколиственными лесами. На диаграмме участие пыльцы широколиственных пород ниже, чем более продуктивных локальных таксонов (*Pinus*, *Betula*, *Syringaceae* и *Roaceae*), обитающих в прибрежной полосе озера. Присутствие пыльцевых зерен *Cerealia* может свидетельствовать о развитии земледелия, что подтверждается данными других авторов по Прибалтике (Poska et al., 2004) и северо-западу Европейской России (Гуман, 1978; Еремеев и др.,

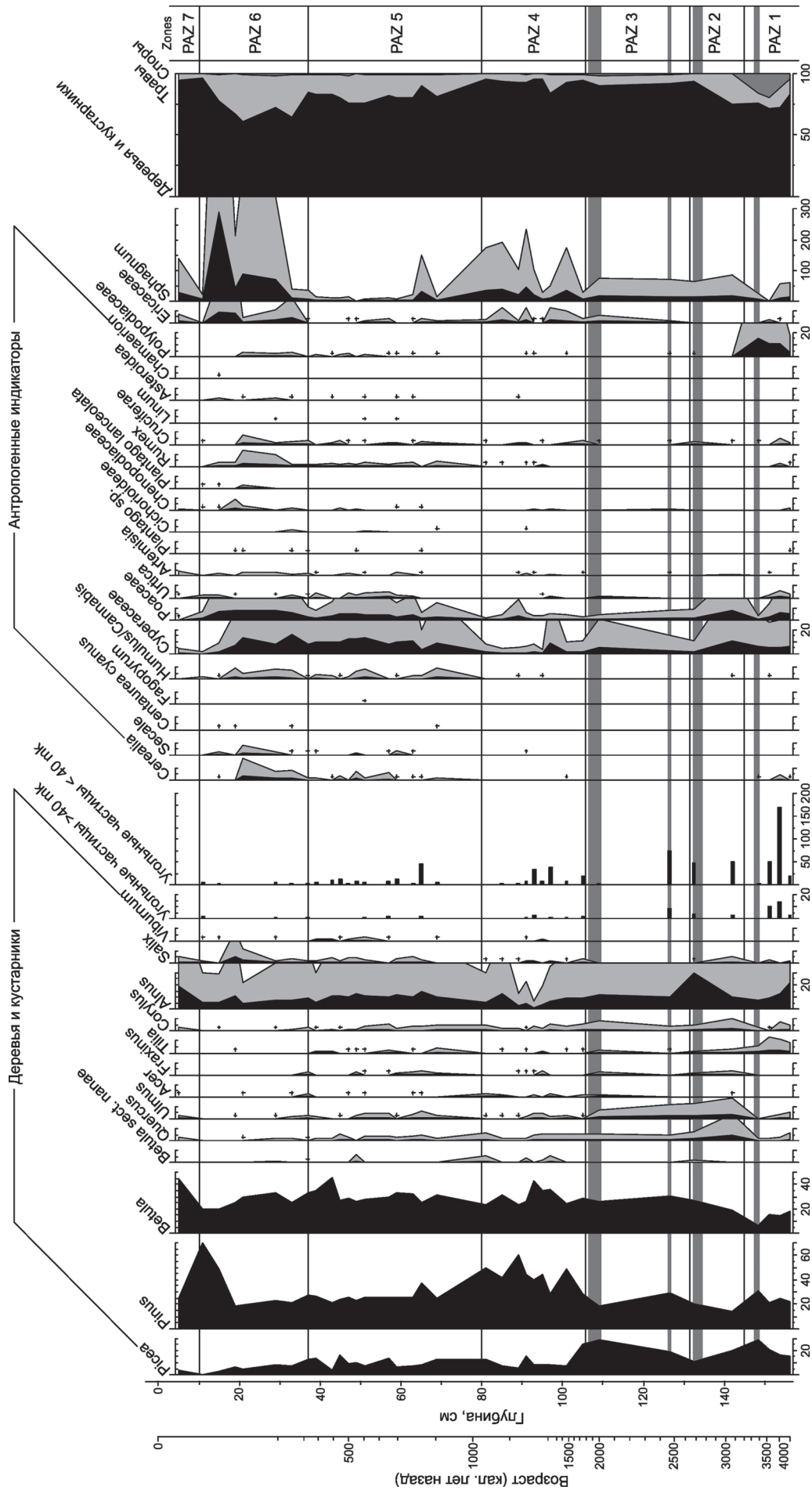


Рис. 4. Спорно-пыльцевая диаграмма разреза Городок. Штриховкой показаны прослойки угля, выявленные при визуальном анализе отложения

2010). Обращает на себя внимание относительно высокое содержание пыльцы ели (до 29%) в нижней части диаграммы и уменьшение ее участия, связанное с наличием трех наиболее заметных прослоек углей, визуализированных в залежи на глубине 148, 137 и 108 см.

Время 3300–2600 кал. л.н. характеризуется максимальной ролью широколиственных пород в составе растительности окружающей территории. Участие ели и сосны снижается, а березы возрастает после пожара или серии пожаров. Вероятно, состав древесных пород отражает послепожарную сукцессию. Индикаторы антропогенного воздействия в составе спектра в этот период не обнаружены.

Следующий период развития растительности, относящийся ко времени 2600–1800 кал. л.н., связан с восстановлением еловых лесов при сохранении роли березы и постепенном снижении участия широколиственных пород. Частота пожаров низкая, антропогенные индикаторы в составе спектра не выявлены.

Выше по разрезу (1800–1000 кал. л.н.) появляются очевидные признаки хозяйственной деятельности на исследуемой территории. Пыльцевые зерна антропогенных индикаторов единичны, однако серьезное уменьшение содержания пыльцы ели с 30 до 5–10%, синхронное увеличению содержания угольных частиц, позволяет предположить значительное воздействие деятельности человека на растительность. Серии угольных прослоек на глубине 95–100 см (1100–1500 кал. л.н.) соответствует выраженное уменьшение содержания пыльцы ольхи, известное в литературе как «*Alnus decline*» (Sarmaja-Korjonen, 2003).

Одновременно изменяется водный режим и/или трофность этого участка болота, что отражается в увеличении участия сфагновых мхов и *Ericaceae* в составе растительности. Граница зон 4 и 5, проводимая чуть ранее 1000 кал. л.н., примерно совпадает по времени со славянской колонизацией территории и, соответственно, сменой практики земледелия (Еремеев, 2002). С этого времени культурные злаки начинают встречаться постоянно и в заметном количестве. Около 800 кал. л.н. кривая *Cerealia* достигает эмпирического предела. Синхронно увеличивается содержание угольных частиц, пыльцы антропогенных индикаторов, в целом возрастает разнообразие пыльцы недревесных таксонов. В окружающей болото растительности в это время преобладают березовые и сосновые леса, роль еловых и широколиственных древостоев снижается.

Рационального предела кривые антропогенных индикаторов достигают на глубине около 35 см, что соответствует возрасту около 200 лет. В это время степень воздействия человека на природу территории достигает максимума. Доля открытых фитоценозов максимальна, постепенно продолжает снижаться участие ели и практически исчезают широколиственные породы. Все это происходит на фоне достаточно холодного климата Малого ледникового периода.

Верхние 10 см торфа, сформировавшиеся менее чем за 100 лет, отражают упадок сельскохозяйственной деятельности: уменьшается содержание пыльцы антропогенных индикаторов и в целом недревесной пыльцы, возрастает содержание пыльцы *Salix*, *Betula* и *Pinus*, при этом восстановления еловых лесов не происходит. Такой спектр отражает ситуацию в регионе в последние 70 лет (упадок сельского хозяйства после Великой Отечественной войны и промышленные рубки).

Аналогичные закономерности прослеживаются в двух других разрезах: Плавница (Nosova et al., 2017) и Кокоревское (Носова и др., 2016). Небольшие различия, связанные с более поздним появлением пыльцы антропогенных индикаторов и меньшим их участием в составе спектров из центра болотного массива, мы объясняем условиями формирования отложений – удаленностью от возможного источника эмиссии пыльцы и влиянием локальной растительности.

На диаграммах всех трех разрезов показано уменьшение роли широколиственных пород и, в частности вяза («elm decline» – Troels-Smith, 1984), обусловленное интенсификацией сельского хозяйства. Уменьшение содержания пыльцы широколиственных пород и *Picea* в позднем голоцене происходило в четыре этапа: около 5000 кал. л.н. (в результате климатических изменений), 2000–2500, 1100–1500 и 300–400 кал. л.н.; период 2000–2500 кал. л.н., как правило, совпадает с началом регулярного появления пыльцы *Cerealia* в верхней части диаграммы, следующий период (1100–1500 кал. л.н.) – со славянской колонизацией территории и последний (300–400 кал. л.н.) – с интенсивным ростом населения и площади распашки в XVII в. после окончания Смутного времени. Интересным представляется отразившееся на всех диаграммах уменьшение сельскохозяйственной активности и некоторое восстановление еловых и широколиственных лесов на протяжении Малого ледникового периода и до начала XVII в. На этот период приходится упадок и последующее разо-

рение Новгородской республики, Ливонские войны, Опричина и Смутное время. Можно предположить, что лимитирующим фактором для зональных сообществ хвойно-широколиственных лесов был не столько климат, сколько антропогенное воздействие. Несмотря на более суровые климатические условия, уменьшение антропогенного пресса привело к временному восстановлению зональной растительности.

Заключение

Результаты исследования разреза Городок и сравнение их с результатами анализа разрезов Кокоревское и Плавница, опубликованными ра-

нее, показали, что изменение участия антропогенных индикаторов на диаграммах всех трех разрезов синхронизировано. Вовлечение земель в сельскохозяйственный оборот происходило с одновременным уменьшением участия в составе растительности хвойных и широколиственных пород. Хозяйственное освоение территории достигло максимума 200–400 кал. л.н., после 100 кал. л.н. произошел спад сельскохозяйственной деятельности. Сравнение трех диаграмм выявило связь между содержанием пыльцы антропогенных индикаторов, местоположением разрезов и их удаленностью от возможного источника пыльцы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Гуман М.А. Антропогенные изменения растительности юга Псковской области в голоцене (по палинологическим данным) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 10. С. 1415–1429 [Guman M.A. Antropogennye izmeneniya rastitel'nosti yuga Pskovskoi oblasti v golotsene (po palinologicheskim dannym) // Bot. zhurn. 1978. T. 63. № 10. S. 1415–1429].
- Богдановская-Гиенэф И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа на примере Полистово-Ловатского массива. Л., 1969. 186 с. [Bogdanovskaya-Gienef I.D. Zakonomernosti formirovaniya sfagnovykh bolot verkhovogo tipa na primere Polistovo-Lovatskogo massiva. L., 1969. 186 s.].
- Дзюба О.Ф. Эволюция ландшафтов верховых болотных систем юго-западного Приильменья в послеледниковое время. Дис. ... канд. геогр. наук. Л., 1988. 204 с. [Dzyuba O.F. Evolyutsiya landshaftov verkhovykh bolotnykh sistem yugo-zapadnogo Priil'men'ya v poslednikovoe vremya. Dis. ... kand. geogr. nauk. L., 1988. 204 s.].
- Елина Г.А., Арсланов Х.А., Климанов В.А. Этапы развития растительности голоцена в Южной и Восточной Карелии // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 1–17 [Elina G.A., Arslanov Kh.A., Klimanov V.A. Etagy razvitiya rastitel'nosti golotsena v Yuzhnoi i Vostochnoi Karelii // Bot. zhurn. 1996. T. 81. № 3. S. 1–17].
- Еловичева Я.К. Палинология позднеледниковья и голоцена Белоруссии. Наука и Техника. 1993. 92 с. [Elovicheva Ya.K. Palinologiya pozdnelednikov'ya i golotsena Belorussii. Navuka i Tekhnika. 1993. 92 s.].
- Еремеев И.И., Дзюба О.Ф., Лисицына О.В., Тарабардина О.А., Дымская И.Ю., Саблин М.В., Данилова А.В., Мещерякова Е.Ю. Очерки исторической географии лесной части Пути из варяг в греки. Археологические и палеогеографические исследования между Западной Двиной и озером Ильмень. Тр. ИИМК РАН 33. СПб., 2010. 668 с. [Eremeev I.I., Dzyuba O.F., Lisitsyna O.V., Tarabardina O.A., Dymskaya I.Yu., Sablin M.V., Danilova A.V., Meshcheryakova E.Yu. Ocherki istoricheskoi geografii lesnoi chasti Puti iz varyag v greki. Arkheologicheskie i paleogeograficheskie issledovaniya mezhdz Zapadnoi Dvinoi i ozerom Il'men'. Tr. IIMK RAN 33. SPb., 2010. 668 s.].
- Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. АН СССР. Л., 1975. 279 с. [Kvasov D.D. Pozdnechetvertichnaya istoriya krupnykh ozer i vnutrennikh morei Vostochnoi Evropy. AN SSSR. L., 1975. 279 s.].
- Лесненко В.К. О происхождении болот Псковской области // Природа и хозяйственное использование озер северо-запада Русской равнины. Л., 1976. С. 28–39 [Lesnenko V.K. O proiskhozhdenii bolot Pskovskoi oblasti // Priroda i khozyaistvennoe ispol'zovanie ozer severo-zapada Russkoi ravniny. L., 1976. S. 28–39].
- Носова М.Б., Северова Е.Э., Волкова О.А. Растительность и климат юга Приильменской низменности в голоцене // Мат-лы IV Всерос. науч. конф. (с международным участием) «Динамика современных экосистем в голоцене» (Пушино, 17–20 октября 2016 г.). Пушино, 2016. С. 164–165 [Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A. Rastitel'nost' i klimat yuga Priil'menskoii nizmennosti v golotsene // Materialy IV Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii (s mezhdunarodnym uchastiem) «Dinamika sovremennykh ekosistem v golotsene» (Pushchino, 17–20 oktyabrya 2016 g.). Pushchino, 2016. S. 164–165].
- Субетто Д.А., Давыдова Н.Н., Сапелко Т.В., Вольфартом Б., Вастегорд С., Поснерт Г. Палеоклимат на Карельском перешейке на рубеже позднего плейстоцена и голоцена по данным изучения оз. Медведское / Изв. РГО. 2002. Т. 134. № 1. С. 47–64 [Subetto D.A., Davydova N.N., Sapelko T.V., Vol'fart B., Vastegord S., Possnert G. Paleoklimat na Karel'skom peresheike na rubezhe pozdnego pleistotsena i golotsena po dannym izucheniya oz. Medvedskoe / Izv. RGO. 2002. T. 134. № 1. S. 47–64].
- Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения. М., 1976. 448 с. [Tyuremnov S.N. Torfyanye mestorozhdeniya. M., 1976. 448 s.].
- Филимонова Л.В. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене: Палеоэкологические аспекты. Дис. ... канд. биол. наук / ИБ КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2005. 200 с. [Filimonova L.V. Dinamika rastitel'nosti srednetaezhnoi podzony Karelii v pozdnelednikov'e i golotsene: Paleoeekologicheskie aspekty. Diss. na soisk. uch. step.

- kand. biol. nauk / IB KarNTs RAN. Petrozavodsk, 2005. 200 s.].
- Davydova N.N., Subetto D.A., Khomutova V.I., Sapelko T.V.* Late Pleistocene–Holocene paleolimnology of three northwestern Russian lakes // *J. Paleolimnol.* 2001. Vol. 26. P. 37–51.
- Elina, G. A., Filimonova, L. V.* Russian Karelia / *Palaeoecological Events During the Last 15,000 Years: Regional Syntheses of Palaeoecological Studies of Lakes and Mires in Europe.* Chichester, 1996. P. 353–366.
- Jankovska V., Vasari Y., Elina G.A., Kuznetsov O.* Holocene paleogeography of Paanajarvi National Park, Russia // *Fennia.* 1999. Vol. 177. № 1. P. 71–82.
- Grimm E.C.* TILIA and Tilia graph: Springfield, U.S.A., Software available from Illinois State Museum. 1991.
- Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E.* Pollen analysis. 1991. 216 p.
- Koff T., Kangur M.* Vegetation history in Northern Estonia during the Holocene based on pollen diagrams from a small kettlehole and lake sediments // *Aspects of Palynology and Palaeoecology.* Sofia-Moscow, 2003. P. 113–126.
- Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A.* A 6500-year pollen record from the Polistovo-Lovatskaya Mire System (North-West European Russia). Vegetation dynamics and signs of human impact // *Grana,* 2017.
- Poska A., Saarse L., Veski S.* Reflections of pre- and early-agrarian human impact in the pollen diagrams of Estonia // *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 2004. Vol. 209. P. 37–50.
- Sapelko T.* Holocene natural and man-made environmental change as recorded in lake sediments of NW Russia // *Quaternary International.* 2012. № 279–280. C. 427.
- Sapelko T.* Holocene natural and man-made environmental change as recorded in lake sediments of NW Russia // *Quat. Intern.* 2012. Vol. 279. P. 280–427.
- Sarmaja-Korjonen K.* Contemporaneous *Alnus* decline and the beginning of Iron Age cultivation in pollen stratigraphies from southern Finland // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2003. Vol. 12. P. 49–59.
- Troels-Smith, John.* Stall-feeding and field-manuring in Switzerland about 6000 years ago // *Tools & tillage.* 1984. Vol. 5. Is. 1. P. 13–25.
- Zernitskaya V., Mikhailov N.* Evidence of early farming in the Holocene pollen spectra of Belarus // *Quat. Intern.* 2009. Vol. 203. № 1. P. 91–104.

Поступила в редакцию / Received 23.01.2017
Принята к публикации / Accepted 18.06.2017

ANTHROPOGENIC INFLUENCE ON VEGETATION OF POLISTOVO-LOVATSKAYA MIRE SYSTEM: PALYNOLOGICAL DATA

M.B. Nosova¹, E.E. Severova², O.A. Volkova³

On the territory of Polystovsko-Lovatskaya mire system the lacustrine-bog sediments near Gorodok site (160 cm, 4200 cal. BP) was investigated. New data on natural and anthropogenic dynamics of local and regional vegetation is presented. The main attention was paid to anthropogenic indicators. Comparison between three diagrams from the Polystovsko-Lovatskaya mire system shows the synchronicity in anthropogenic changes of the vegetation. The location of the sampling site and its remoteness from possible pollen source are connected with the participation of anthropogenic indicators in pollen spectra.

Key words: palynology, Holocene, Pskov region, Polystovsko-Lovatskaya mire system, anthropogenic indicators.

¹ Nosova Maria Borisovna, Main Botanical Garden RAS (mashanosova@mail.ru); ² Severova Elena Erastovna, Moscow State University, Biological Faculty (elena.severova@mail.ru); ³ Volkova Olga Aleksandrovna, Moscow State University, Biological Faculty (centaurea57@yandex.ru)

УДК: 581.3 581.331.2

ТЕМПЫ РАЗВИТИЯ СПОРОДЕРМЫ У *ARISTOLOCHIA CLEMATITIS* L. И *ARISTOLOCHIA MANSHURIENSIS* KOM.

С.В. Полева¹

Два вида кирказона отличаются по типу микроспорогенеза и по времени формирования апертур в процессе развития спородермы. *Aristolochia clematitidis* L. проходит мейоз по сукцессионному типу и формирует апертуру на самом последнем этапе формирования спородермы, при созревании интины. *A. manshuriensis* Kom. имеет симультанный микроспорогенез и начинает формировать апертурные области на средней тетрадной стадии, но эндэкина и интина формируются без апертурных областей. Сильное растягивание процесса формирования интины на последних этапах развития позволяет пыльцевым зернам *A. clematitidis* сформировать апертуру, которая изначально не закладывалась. У более «медлительных» на ранних этапах, вплоть до стадии инициации интины, пыльцевых зерен *A. manshuriensis* не хватает времени сформировать какие-либо апертуры при построении эндэкины и интины, и от их заложения на ранних этапах остаются только следы в виде сквозных щелей в эктэкине.

Ключевые слова: *Aristolochia clematitidis*, *Aristolochia manshuriensis*, пыльцевое зерно, апертура, развитие спородермы, длительность стадий развития спородермы.

Кирказон (*Aristolochia* L.) – крупный род семейства (*Aristolochiaceae*), входящего в одну из групп базальных цветковых – перечноцветных (Stevens, 2001). В роде *Aristolochia* описаны более 400 видов, распространенных от умеренных широт до тропиков обоих полушарий. В основном это деревянистые лианы, реже травы и кустарники. Зигоморфные цветки в виде кувшиничков содержат гиностегий и опыляются мухами (Nakonechnaya et al., 2008). Морфологические признаки и плоидность, проанализированные и сопоставленные с молекулярными маркерами, показали хорошее совпадение на уровне подродов и триб (Ohi-Toma et al., 2006). Выбранные для изучения виды *Aristolochia clematitidis* L. и *A. manshuriensis* Kom. относятся к разным подродам, однако их пыльцевые зерна описываются очень сходным образом как довольно крупные, сфероидальные, безапертурные с бугорчатой поверхностью (Erdtman, 1952).

Два вида кирказона отличаются по типу мейоза и по времени формирования апертур в сценарии развития спородермы. *A. clematitidis* проходит мейоз по сукцессионному типу и формирует апертуру на самом последнем этапе формирования спородермы, при созревании интины (Gonzalez et al., 2001, Polevova, 2015). *A. manshuriensis* имеет симультанный микроспорогенез и начинает фор-

мировать апертурные области на средней тетрадной стадии, но уже при формировании эндэкины в ней не выявляется никаких участков, которые можно было бы интерпретировать как апертурные. В дальнейшем формирование спородермы происходит точно так же, как у *A. clematitidis* (Полева, 2015). Все попытки обнаружить у *A. manshuriensis* спородерму зрелого типа, сходную с *A. clematitidis*, не увенчались успехом. В литературе имеются сведения об ультраструктуре спородермы еще двух видов: *A. fimbriata* (Furness et al., 2002) и *A. arborea* (Halbritter et al., 2017). Оба вида характеризуются как безапертурные и на опубликованных микрографиях эндэкина выглядит ламеллярной, как и в случае *A. manshuriensis*. Представляется интересным оценить темпы формирования сходных стадий развития спородермы у двух видов кирказона.

Материалы и методы

Бутоны *A. clematitidis* на разных стадиях развития были отобраны в ботаническом саду МГУ 26 мая 2011 г., 19 мая 2012 г. и 27 мая 2014 г. Бутоны *A. manshuriensis* были собраны в ботаническом саду МГУ 19 мая 2012 г., 29 мая 2014 г. и 2 июня 2015 г. Один образец *A. manshuriensis* получен из Ботанического сада-института ДВО РАН во Владивостоке, собран 3 июня 2015 г.

¹ Полева Светлана Вячеславовна – вед. науч. сотр. кафедры морфологии и систематики высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (svetlanapolevova@mail.ru).

И.М. Кошелевой. Бутоны отбирались по размерам от самых маленьких, где можно было видеть тетрады микроспор на давленных препаратах при световой микроскопии, до увядавших цветков, где невооруженным глазом были видны многочисленные пыльцевые трубки в открывшихся теках пыльников. Всего у *A. clematitidis* изучено 49 бутонов, а у *A. manshuriensis* – 68. Для проведения трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) из бутонов выделяли гиностегии и фиксировали 2,5%-м глутаровым альдегидом на какодилатном буфере (рН 7,2) в течение 8 ч при 4 °С. Затем образцы дополнительно фиксировали 1%-м осмиевым фиксатором 2 ч при комнатной температуре, обезвоживали через серию спиртов и ацетона и заключали в смесь эпоновых смол (Миронов и др., 1994). С эпоновых блоков делали ультратонкие срезы на ультратоме «UC-5 Ultracut-R» («Leica Microsystems»), которые изучали на трансмиссионном электронном микроскопе «JEM-1011 TEM» («JEOL», Япония) при 80 кВ камерой «CCD GATAN ES500W» под управлением «Digital Micrograph GATAN» в общефакультетской лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ. При описаниях использовали терминологию Hesse et al. (2009).

При наличии большого числа бутонов на растениях в куртине материал отбирали в один прием. Сначала оценивали размер бутонов, в которых на давленных препаратах при световой микроскопии можно было различить тетрады микроспор, заключенные в каллозную оболочку. Считая этот размер наименьшим, с нескольких растений отбирали ряд бутонов, размеры которых постепенно увеличивались вплоть до увядающих цветков. Такой способ отбора проб предполагает уникальность стадии развития каждого бутона и их упорядоченность по мере развития микропоры и ее оболочки. В реальности размер бутона не строго коррелирует с определенной стадией микроспорогенеза (например, из-за различий в мощности материнских растений). Для уменьшения ошибок в интерпретации степени развития микроспор проводили ранжирование бутонов по стадиям развития, выделенным на качественном уровне. Количественные признаки (количество ламелл эндэкзины, толщина эндэкзины и интины) оценивали на качественном уровне. Выделенные стадии развития микроспор и их оболочек были хорошо согласованы с традиционно выделяемыми и характеризовали не единственный бутон, а несколько бутонов, которые соответствовали стадии на качественном уровне. Например, утолщение интины можно было бы определять тол-

щиной в микрометрах, однако существует большая вероятность ошибки из-за случайной, иногда косо́й, ориентации срезов. В результате большое число бутонов, в которых пыльцевые зерна формировали интину, были отнесены к одной из четырех стадий развития (инициация интины, мало интины, много интины и расслоение интины). Поскольку стадии для обоих видов оценивались по одним и тем же критериям, а относительное число бутонов на этих стадиях у двух видов отличалось, можно предположить, что чем больше бутонов отнесено к данной стадии, тем больше ее продолжительность и доступность для сбора проб. Стремительное прохождение каких-либо процессов уменьшает вероятность их попадания в выборку. Так, картины мейоза присутствовали в исследуемом материале по обоим видам, а митоза не удалось обнаружить ни у одного образца. Логично заключить, что мейоз занимает гораздо больше времени, чем митоз, о чем свидетельствуют прямые наблюдения (Bennett et al., 1977). При изучении методом ТЭМ для всех бутонов были определены стадии развития спородермы и подсчитано для каждого вида процентное содержание бутонов на той или иной стадии относительно их общего числа.

Результаты

Формирование микроспор начинается с мейоза (рис. 1). Мейоз у *A. manshuriensis* проходит примерно за то же время, что и у *A. clematitidis* (3 и 4% бутонов соответственно). Однако после мейоза *A. manshuriensis* довольно долго сохраняет ровную плазмалемму (6% бутонов), в то время как *A. clematitidis* проходит мейоз постепенно, и только в течение последовательных стадий мейоза плазмалемма становится ровной, без инвагинаций.

Следующая стадия характеризуется сильно волнистой плазмалеммой. Эта стадия у обоих видов также близка по длительности (по 4%), однако у *A. manshuriensis* под каллозной оболочкой элементов примэкзины еще не наблюдается, а апертурные области уже выявляются как места с ровной плазмалеммой, которую подстилают цистерны эндоплазматического ретикулаума. У *A. clematitidis* вся плазмалемма как будто вскипает, и в прогибах видна примэкзина в виде темных гранул, окруженных серым матриксом.

Следующая хорошо отличимая стадия характеризуется протостолбиками в примэкзине. У обоих видов она сравнима по длительности (1 и 2%) и облику с той лишь разницей, что у *A. manshuriensis* хорошо видны ровные участки голой плазмалеммы – апертурные области.







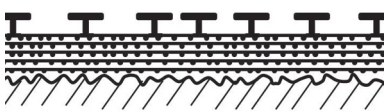
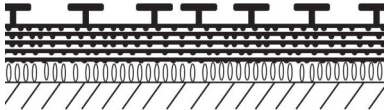
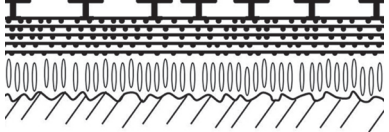
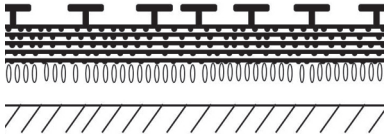
Схема строения оболочки	Номер стадии	Признаки стадий	Относительное количество бутонов, %	
			<i>A. clematitis</i>	<i>A. manshuriensis</i>
	1	ровная плазмалемма молодых микроспор	4	6
	2	плазмалемма волнистая, гранулы примэкины	4	4
	3	протостолбики и протопокров	2	7
	4	первая ламелла эндэкины	4	6
	5	мало эндэкины	2	6
	6	много эндэкины	2	10
	7	инициация интины	18	19
	8	мало интины	24	19
	9	много интины	22	12
	10	расслоение интины	14	9

Рис. 1. Схема стадий развития спородермы у двух видов кирказона и относительное количество бутонов на каждой стадии

На следующем этапе протостолбики соединены протопокровом. Такая стадия была выявлена только у *A. manshuriensis* (6%). Вероятно, у *A. clematitidis* протопокров формируется стремительно.

В конце тетрадного периода основания столбиков соединяются первой ламеллой с белой линией. Эту ламеллу принято интерпретировать как инициацию подстилающего слоя и эндэкины. На этой стадии *A. manshuriensis* пребывает дольше *A. clematitidis* (6 и 4% соответственно). Возможно, это связано с формированием апертурных участков у *A. manshuriensis*, так как в них помимо первой ламеллы с белой линией выявляются элементы покрова.

Постепенно ламеллы эндэкины подстраиваются изнутри. Пока их мало (до четырех) и между ними не выявляются гранулярные прослойки. У *A. manshuriensis* эта стадия длиннее, чем у *A. clematitidis* (6 и 2% соответственно), что, вероятно, связано с формированием у *A. manshuriensis* апертурной пробки. В этот момент каллозная оболочка растворяется, и начинается свободно-споровый период.

Когда ламелл эндэкины становится шесть–восемь, между ними становятся хорошо заметны гранулярные прослойки. *A. manshuriensis* проходит эту стадию дольше *A. clematitidis* (10 и 2% соответственно). На этом этапе апертурные области *A. manshuriensis* выявляются в наружных слоях спородермы, в эктэкине и наружных ламеллах эндэкины, но внутренние области эндэкины совершенно одинаковы по всему периметру микроспоры.

Появление интины под эндэкиной, связанное с небольшими инвагинациями плазмалеммы, у обоих видов проходит однотипно и с одинаковой интенсивностью (19 и 18% соответственно). У обоих видов при этом не удалось заметить первого митоза, который часто сопровождает инициацию интины. Формирование интины продолжается выпячиванием плазмалеммы в виде трубчатых структур, и здесь *A. manshuriensis* начинает «отставать» от *A. clematitidis* (19 и 24% соответственно). Стадия, когда трубчатая интина сравнима или толще экзины, также характеризуется меньшей длительностью у *A. manshuriensis* в сравнении с *A. clematitidis* (12 и 22% соответственно). Затем происходит расслоение интины на наружную трубчатую и внутреннюю светлую, гомогенную части. В случае *A. manshuriensis* эта стадия встречается у 9% всех изученных цветков, а в случае *A. clematitidis* – у 14%.

Зрелая спородерма характеризуется столбиковой эктэкиной с прерывистым покровом и тонким подстилающим слоем, тонкой, гомогенной электронно-плотной эндэкиной и двухслойной интиной. Такая ультраструктура спородермы выявлена только у *A. clematitidis* и была отмечена у 2% цветков. В таких цветках пыльцевые зерна уже имели пыльцевые трубки, что было заметно при первичном осмотре гиностегиев с помощью лупы. Для *A. manshuriensis* спородерма с тонкой гомогенной эндэкиной и неравномерно утолщенной интиной, выпирающей из интактной экзины, не обнаружена ни у культивируемых растений в ботаническом саду МГУ в Москве и ботаническом саду во Владивостоке, ни у близкого вида *A. macrophylla* Lam., также культивируемого в ботаническом саду в Москве, ни на гербарных экземплярах *A. manshuriensis* и *A. macrophylla* (несмотря на наличие у обоих видов пыльцевых зерен с пыльцевыми трубками, хорошо заметными в лупу). Изучение таких проросших пыльцевых зерен на срезах ТЭМ показало, что все пыльцевые трубки, одетые интактной, двухслойной интиной, выходили через трещины в экзине. Экзина при этом была на стадии шести–восьми слоев чередующихся ламелл и гранул эндэкины. Растения из ботанического сада МГУ регулярно завязывают много плодов, однако семена в них невсхожие. Возможно, это происходит по причине мужской стерильности, связанной с недоразвитием мужского гаметофита, которая маркируется не прошедшим до конца формированием эндэкины, и/или проблемами с перекрестным опылением и невозможностью самоопыления. Однако в последнем случае незрелость эндэкины остается необъясненной.

Анализ длительности последовательных фаз развития спородермы как функции доли бутонов на данной стадии от общего числа проанализированных бутонов (рис. 2), показывает, что первая стадия (мейоз и молодые микроспоры с ровной плазмалеммой) длится дольше, чем последующие стадии построения примэкины, вплоть до формирования первой ламеллы с белой линией. После растворения каллозы самым длительным становится процесс формирования интины. Это хорошо согласуется с относительной толщиной слоев спородермы. Именно интина является самым толстым слоем в оболочке. Все тетрадные стадии и первые стадии посттетрадного периода у *A. clematitidis* протекают заметно быстрее, чем у *A. manshuriensis* несмотря на то, что для *A. clematitidis* характерен сукцессивный микро-

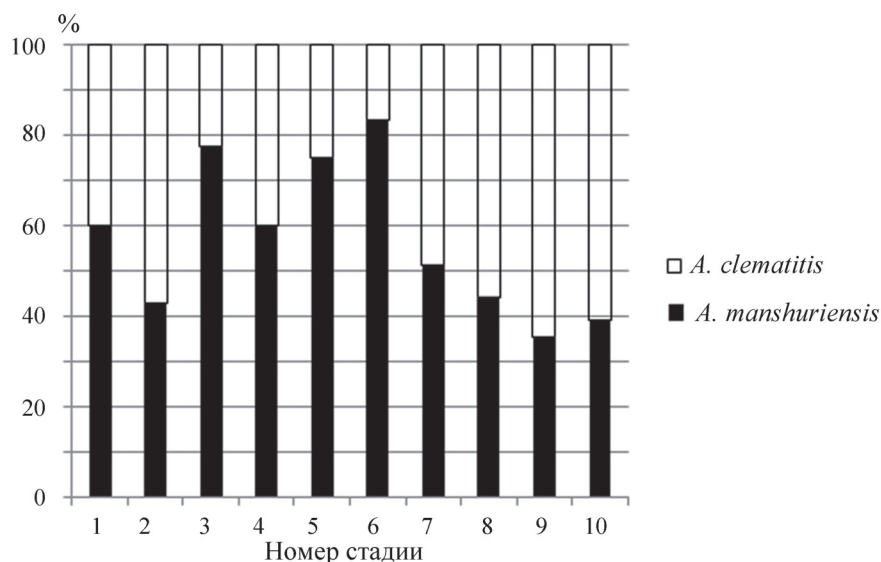


Рис. 2. Гистограмма распределения относительной длительности стадий развития спородермы двух видов кирказона (процент количества бутонов на данной стадии от общего числа бутонов) Стадии развития спородермы. Тетрадный период: 1 – мейоз и ровная плазмалемма молодых микроспор; 2 – плазмалемма вскипает, появляются гранулы примэкзины; 3 – выявляются протостолбики и протопокрыв; 4 – появляется первая ламелла эндэкзины. Посттетрадный период: 5 – мало ламелл эндэкзины; 6 – много ламелл и гранул эндэкзины; 7 – плазмалемма вскипает, инициация интины; 8 – мало интины; 9 – много интины; 10 – расслоение интины

спорогенез, который логичнее было бы считать более длительным процессом, чем симультанный, характерный для *A. manshuriensis*. Для *A. manshuriensis* характерно замирание процесса формирования примэкзины сразу после мейоза на стадии ровной плазмалеммы. Вплоть до инициации интины уже в посттетрадном периоде процессы построения спородермы у *A. manshuriensis* происходят медленнее, чем у *A. clematitis* за исключением формирования интины. Интина развивается у *A. clematitis* значительно медленнее, чем у *A. manshuriensis*, но зато доходит до кон-

ца (до формирования апертуры). Таким образом, замедление формирования спородермы на последних этапах позволяет пыльцевым зернам *A. clematitis* сформировать апертуру, которая изначально не закладывалась. У более «медлительных», вплоть до инициации интины, пыльцевых зерен *A. manshuriensis* не хватает времени сформировать какие-либо апертуры. От них остаются только следы в виде глубоких щелей в эктэкзине, при этом эндэкзина и интина остаются однотипными и толстыми по всему периметру пыльцевого зерна.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-50-00029 («Растения»)).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Миронов А.А., Комисарчик Я.Ю., Миронов В.А. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. СПб., 1994. 400 с. [Mironov A.A., Komisarchik Ya.Yu., Mironov V.A. Metody elektronnoi mikroskopii v biologii i meditsine. SPb. Nauka. 1994. 400 s.]
- Полевова С.В. Пыльца двух видов кирказона: сходство и отличия на разных стадиях развития // «Палеоботаника и эволюция растений», Конференция, посвященная 80-летию со дня рождения Сергея Викторовича Мейена (1935–1987) Москва, Главный ботанический сад РАН, 15–16 декабря 2015 г. [Polevova S.V. Pyl'tsa dvukh vidov kirkazona: skhodstvo i otlichiya na raznykh stadiyakh razvitiya // «Paleobotanika i evolyutsiya rastenii», Konferentsiya, posvyashchennaya 80-letiyu so dnya rozhdeniya Sergeya Viktorovicha Meiena (1935–1987) Moskva, Glavnyi botanicheskiy sad RAN, 15–16 dekabrya 2015 g.]
- Bennett M.D., Lewis K.R., Harberd D.J. The time and duration of meiosis // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1977. Vol. 277. N 955. P. 201–226.
- Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy-angiosperms. Stockholm. 1952.
- Hesse M., Halbritter H., Zetter R., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo A., Ulrich S. Pollen Terminology. An Illustrated Handbook. Wien, 2009. 261 p.
- Gonzalez F., Rudall P.J., Furness C.A. Microsporogenesis and systematic of Aristolochiaceae // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 137. P. 221–242.

- Halbritter H., Weber M., Buchner R., Schneider H. *Aristolochia arborea* / PalDat (2016-11-03) – a palynological database. Published on the Internet https://www.paldat.org/pub/Aristolochia_arborea/301871 [accessed 2017-02-11].
- Nakonechnaya O.V., Sidorenko V.S., Koren' O.G., Nesterova S.V., Zhuravlev Yu.N. Specific features of pollination in the Manchurian birthwort, *Aristolochia manshuriensis* // Biology Bulletin. 2008. Vol. 35. N 5. P. 459–465.
- Neinhuis C., Wanke S., Hilu K.W., Muller K., Borsch T. 2005. Phylogeny of Aristolochiaceae based on parsimony, likelihood, and Bayesian analyses of trnL–trnF sequences // Plant Syst. Evol. Vol. 250. P. 7–26.
- Ohi-Toma T., Sugawara T., Murata H., Wanke S., Neinhuis C., Murata J. Molecular phylogeny of *Aristolochia* sensu lato (Aristolochiaceae) based on sequences of rbcL, matK, and phyA genes, with special reference to differentiation of chromosome numbers // Systematic Botany. 2006. Vol. 31. N 3. P. 481–492.
- Polevova S.V. Ultrastructure and development of sporoderm in *Aristolochia clematitis* (Aristolochiaceae) // Review of Palaeobotany and Palynology. 2015. Vol. 222. P. 104–115.
- Stevens P.F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since].” <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.

Поступила в редакцию / Received 22.12.2016
Принята к публикации / Accepted 18.06.2017

COMPARISON OF THE TIMING OF SPORODERM DEVELOPMENT IN *ARISTOLOCHIA CLEMATITIS* AND *ARISTOLOCHIA MANSHURIENSIS*

S.V. Polevova¹

Two *Aristolochia* species are distinguished by microsporogenesis types and time of aperture initiation in the sporoderm development. *A. clematitis* has successive meiosis and forms an aperture in the late free microspore stage when the intine is maturing. *A. manshuriensis* has simultaneous microsporogenesis and forms aperture regions in the middle tetrad stage. However, the endexine and intine develop uniformly all over the pollen grain without any differences indicating aperture regions. Strong slowing of intine development at the end of pollen ontogeny allows pollen of *A. clematitis* to have an aperture which had not been formed at first. Pollen grains of *A. manshuriensis*, which are tardy up to the stage of intine initiation, do not have enough time to form any aperture in last stages of endexine and intine development. Only deep cracks in the ectexine weakly remind of apertures in *A. manshuriensis*.

Key words: *Aristolochia clematitis*, *Aristolochia manshuriensis*, pollen grains, sporoderm development, timeline sporoderm development.

Acknowledgement. The study was performed with financial support of Russian Science Foundation, project 14-50-00029 «Scientific basis of the national biobank – depository of the living systems» (branch «Plants»).

¹ Polevova Svetlana V., Morphology and Taxonomy of Higher Plant Department of Biology Faculty, Lomonosov Moscow State University; svetlanapolevova@mail.ru.

УДК 581.5

ДИНАМИКА ПЫЛЬЦЕВОГО ДОЖДЯ РЯЗАНИ: ПЕРВЫЕ ВОЛЮМЕТРИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Ю.М. Посевина¹, Е.Э Северова²

Аэробиологические исследования проводились в 2015–2016 гг. с использованием волюметрического пыльцеуловителя Ланзони. Представлен календарь пыления, изучена динамика пыления основных таксонов аэропалеонтологического спектра, данные мониторинга сопоставлены с результатами наблюдений в Москве. Весь вегетационный сезон условно разделен на три периода. Анализ начала, интенсивности и продолжительности пыления некоторых индикаторных таксонов (*Betula*, *Quercus*, *Poaceae*, *Artemisia*) не выявил существенных различий между временными параметрами пыления в разных точках наблюдения несмотря на более южное расположение Рязани. Наибольшие различия отмечены в интенсивности пыления травянистых растений, что связано с особенностями установки пыльцевых ловушек и, возможно, климатическими особенностями мегаполиса.

Ключевые слова: аэробиология, волюметрический метод, Рязань.

В Рязани в 2007 г. начаты аэробиологические исследования с использованием гравиметрического пыльцеуловителя Дюрама. Был изучен качественный состав пыльцевого дождя, установлены сроки пыления основных аллергенных таксонов, разработан календарь пыления (Посевина и др., 2009, 2010, 2011). С 2015 г. работа проводится по стандартной методике с использованием волюметрического пыльцеуловителя Ланзони (Galán et al., 2014), что дает возможность количественно оценить интенсивность пыления и сопоставить полученные данные с результатами других станций мониторинга. В настоящей работе представлены первые результаты анализа волюметрических данных за два года наблюдений.

Материалы и методы. Аэробиологический мониторинг в Рязани проводили с помощью пыльцеуловителя Ланзони VPPS 2010, установленного на крыше РГУ им. С.А. Есенина на высоте 18,59 м от поверхности земли (54,6269 с.ш., 39,6916 в.д.). Наблюдения, охватывающие период с середины марта до середины сентября в 2015 и 2016 гг., были проведены по стандартной международной методике (Galán et al., 2014). Подсчет пыльцевых зерен (пз) в образце проводили тремя непрерывными транссектами, параллельными продольной оси препарата. Результаты подсчетов пересчитаны на единицу объема воздуха и представлены как число пыльцевых зерен в 1 м³. Суточные

концентрации просуммированы для расчета годовой пыльцевой продукции, выраженной в числе пыльцевых зерен за сезон. Для анализа пыления отдельных таксонов использованы следующие характеристики: даты начала и конца пыления, продолжительность пыления, дата и интенсивность пика пыления, сезонная пыльцевая продукция (SPI – Seasonal Pollen Index) (Jäger et al., 1996). Сезон пыления (ОПП – основной период пыления) определялся как период, в течение которого количество пыльцы, циркулирующей в атмосфере, составляло 90% от суммы всей пыльцы за сезон (Nilsson, Persson, 1981). Календарь пыления строился подекадно. Древесные и травянистые таксоны анализировали по отдельности из-за разницы в пыльцевой продукции. Для календаря были отобраны 17 таксонов, пыльца которых обладает аллергенными свойствами и/или присутствует в составе спектра в значительных количествах: *Acer*, *Alnus*, *Ambrosia*, *Artemisia*, *Betula*, *Chenopodiaceae*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Picea*, *Pinus*, *Plantago*, *Poaceae*, *Populus*, *Quercus*, *Rumex*, *Salix*, *Ulmus*, *Urtica*.

Климат Рязани умеренно континентальный. Средняя температура января (самого холодного месяца) понижается с запада на восток от –10,5 до –12 °С. Средняя температура июля (самого теплого месяца) повышается с северо-запада на юго-восток от +18,5 до +19,5 °С (Кривцов и др., 2008). Среднегодовое количество осадков состав-

¹ Посевина Юлия Михайловна – доцент кафедры биологии и методики ее преподавания естественно-географического факультета ФГБОУ ВО РГУ им. С.А. Есенина, канд. биол. наук (posevina_julia@mail.ru); ² Северова Елена Эрастовна – вед. науч. сотр. кафедры морфологии и систематики высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (elena.severova@mail.ru).

ляет около 580 мм, из которых 390 мм выпадает в период с апреля по октябрь. На территории города преобладают слабые и умеренные ветра западного и юго-западного направлений.

Данные пылевого мониторинга в Рязани были сопоставлены с наблюдениями в Москве за аналогичный период времени. Мониторинг в Москве проводили с помощью волюметрических пылеуловителей Буркарда (2015) и Ланзони «VPPS 2000» (2016), установленных на крыше здания метеостанции МГУ на Ленинских Горах на высоте 10 м над уровнем земли (55,707002 с.ш., 37,521913 в.д.). Подсчет пылевых зерен в образце проводили двенадцатью вертикальными транссектами, расположенными регулярно через 4 мм. Для сопоставления были использованы временные характеристики пыления (даты начала и конца сезона, продолжительность пыления), а также суточные концентрации и суммарная пылевая продукция отдельных таксонов.

Климат Москвы континентальный. Средняя температура января (самого холодного месяца) $-6,1^{\circ}\text{C}$, а средняя температура июля (самого теплого месяца) $+19,5^{\circ}\text{C}$ (по результатам наблюдений 1981–2010 гг.). Среднегодовое количество осадков 684 мм, средняя влажность 65% (Горбаренко, 2016; Константинов, 2015). На территории Москвы преобладают ветра юго-западного и западного направлений (Локощенко, Ахиярова, 2015).

В окрестностях обеих ловушек растительность представлена видами *Fraxinus*, *Acer*, *Quercus*, *Betula*, *Malus*, *Populus*, *Ulmus* и *Picea*, часто используемых в городском озеленении.

Результаты и обсуждение. В составе пылевого дождя Рязани были зарегистрированы 35 (2015 г.) и 36 (2016 г.) пылевых типов. В спектре преобладали пылевые зерна анемофильных растений, на долю которых приходилось до 70% зарегистрированной пыли. Энтомофилы представлены единичными пылевыми зёрнами *Aesculus*, *Centaurea*, *Taraxacum*, *Tilia*, *Ranunculus*, *Syringa*, а также пылью растений из семейств *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Compositae*, *Convolvulaceae*, *Cruciferae*, *Rosaceae*.

На долю пыли древесных таксонов пришлось 58% (2015 г.) и 57,4% (2016 г.) от суммы пыли за сезон. Травянистые растения отличались большим таксономическим разнообразием, но меньшей пылевой продукцией, за исключением *Urtica*, концентрация пыли которой составила 31,8% (2015 г.) и 34,4% (2016 г.) от SPI всех таксонов за сезон.

Анализ календаря пыления позволил условно разделить весь сезон на три периода (рис. 1).

Первый период был связан с пылением древесных таксонов (*Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Pinus*, *Quercus*, *Salix*) и охватывал промежуток времени с начала сезона до середины мая: 07.04–19.05 в 2015 г.; 14.03–10.05 в 2016 г. Этот период характеризовался самым высоким содержанием пыли в воздухе, составляющим более 50% от годовой суммы. Доминирующим таксоном спектра в этот период была пыльца *Betula*, на долю которой пришлось более 80% от суммарного содержания пыли за первый период пыления. Максимальная концентрация пыли березы зарегистрирована в конце апреля – начале мая, причем даты максимума значительно различались в разные сезоны наблюдений: 8671 пз/м³ (09.05.15) и 4922 пз/м³ (25.04.16). Во второй половине мая концентрация пыли березы в воздухе начала постепенно снижаться, однако единичные пылевые зерна регистрировались в составе спектра вплоть до 3 декады сентября. Следующие по обилию таксоны весеннего периода пыления – *Fraxinus* (4% в 2015 г.) и *Acer* (2% в 2016 г.).

Второй период пыления охватывал промежуток времени с середины мая до середины июля (20.05–20.07 в 2015 г. и 11.05–10.07 в 2016 г.) (рис. 1). Индикаторами второго периода пыления выступали пылевые зерна злаков и сосны, появляющиеся в составе спектра почти одновременно или последовательно (в зависимости от погодных условий). В 2015 и 2016 гг. в составе спектра количественно преобладала пыльца *Pinus* (16,6 и 9,7%), *Poaceae* (6,8 и 8,4%), *Urtica* (63,4 и 63,5%), *Betula* (2 и 7,9%), однако именно злаки играли роль руководящего таксона при выделении этого периода. Помимо вышеперечисленных растений, в первой половине лета в составе спектра в небольших количествах были отмечены пылевые зерна *Quercus*, *Fraxinus*, *Salix*, *Chenopodiaceae*, *Plantago*, *Rumex* (табл. 1).

Третий период, связанный с пылением разнотравья, приходится на вторую половину лета (21.07–27.09 в 2015 г. и 11.07–28.09 в 2016 г.) (рис. 1). Доминирующими пылевыми типами в этот период являлись *Artemisia* (4% в 2015 г.; 9% в 2016 г.) и *Urtica* (68,8% в 2015 г.; 77% в 2016 г.), в составе спектра отмечалась пыльца *Chenopodiaceae*, *Ambrosia*, *Plantago*, *Poaceae*, *Rumex*. Руководящим таксоном при выделении третьего периода пыления служила пыльца полыни.

Анализ особенностей пыления основных таксонов аэропалинологического спектра представлен в табл. 1. В ней отсутствуют данные по динамике пыления ольхи и орешника за 2015 г., так как

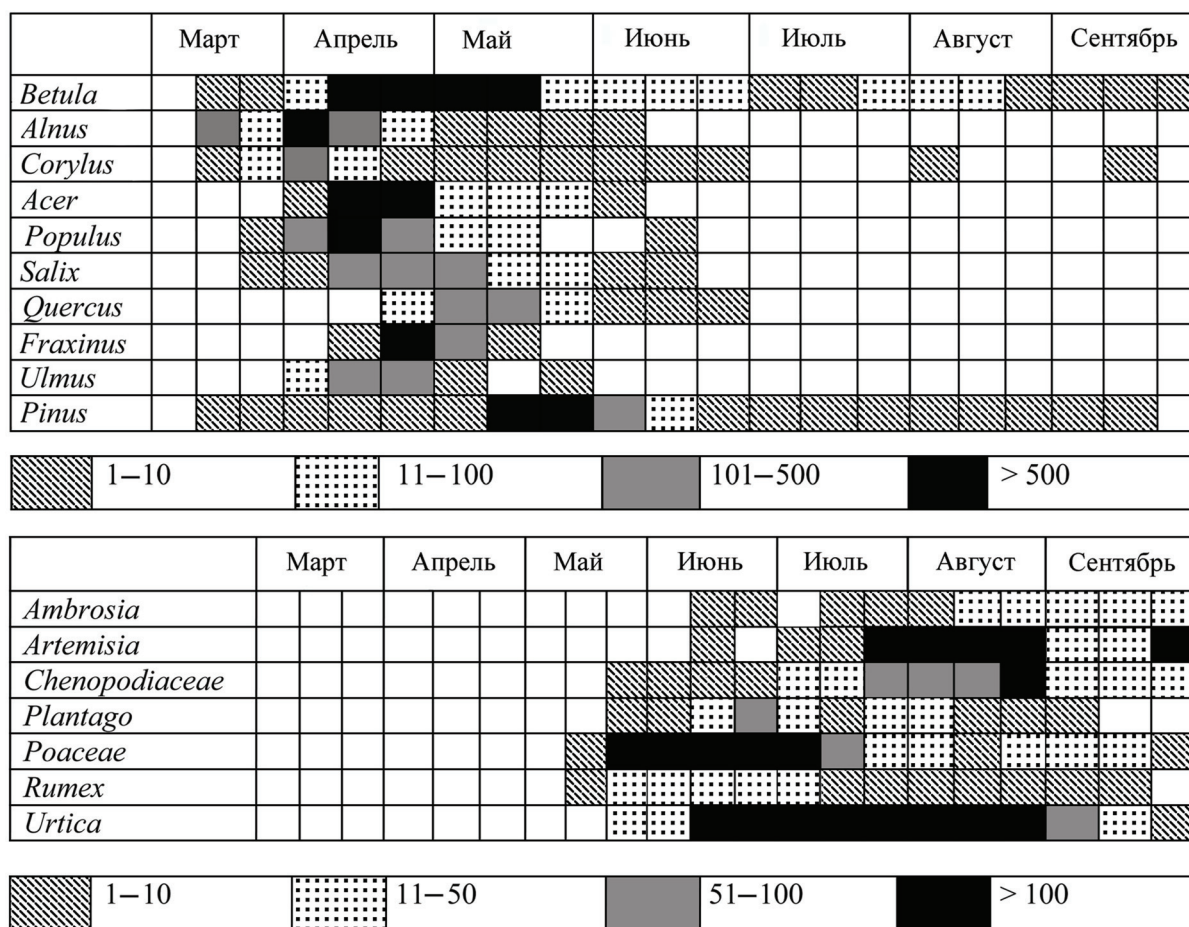


Рис. 1. Усредненный календарь пыления Рязани за 2015–2016 гг.

по техническим причинам наблюдения в этот год были начаты позже, чем обычно. Одним из наиболее опасных с аллергологической точки зрения растений считается амброзия. Появление пыльцевых зерен этого таксона приходится на конец лета, однако, учитывая в основном заносный характер пыльцы амброзии в составе спектров Рязани (Посевина и др., 2010; Posevina, 2016), выявить отчетливо период локального пыления этого растения нам не удалось.

Аэропалинологические спектры 2015 и 2016 гг. идентичны по качественному составу, но продолжительность и сроки пыления отдельных таксонов существенно варьируют, что отражает межсезонную динамику пыльцевой продукции и различия в погодных условиях, оказывающих существенное влияние на начало, продолжительность и интенсивность пыления.

Для анализа особенностей пыления нами были выбраны четыре таксона (*Betula*, *Quercus*, *Poaceae*, *Artemisia*), которые в разные периоды сезона являются индикаторными и пыльца которых обладает ярко выраженными аллергенными свойствами.

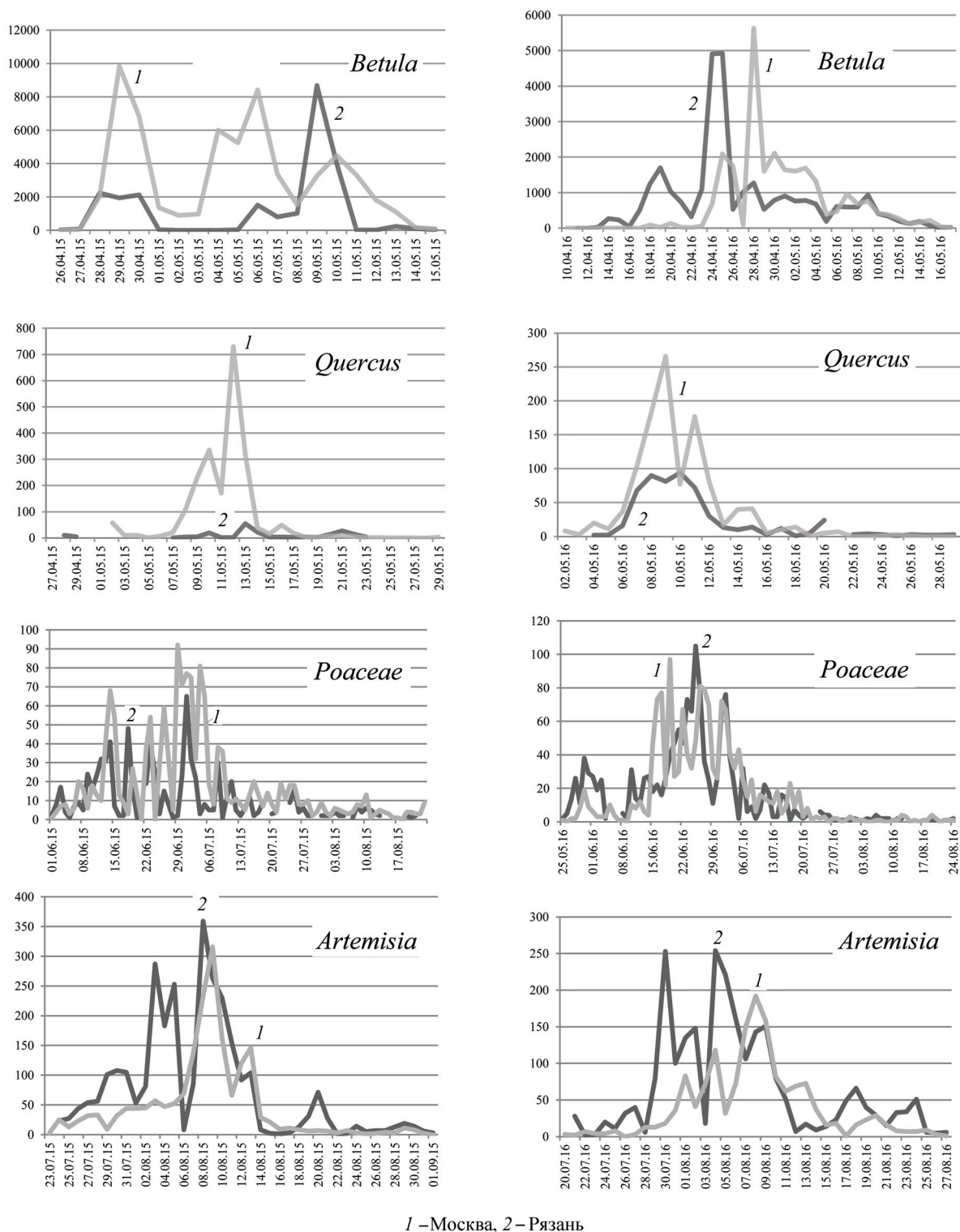
Сопоставление сроков начала пыления *Betula* и *Quercus* в Рязани и Москве не выявило закономерных временных сдвигов, несмотря на более южное расположение Рязани (табл. 2). Пыление березы в 2015 г. началось в обеих точках наблюдения одновременно, а в 2016 г. в Рязани пыление началось на 10 дней раньше, чем в Москве. В 2015 г. дуб начал пылить в Рязани на 10 дней раньше, а в 2016 г. – на три дня позже, чем в Москве. Вероятно, на начало пыления очень сильно влияет региональный перенос пыльцы, который делает начало локального пыления плохо заметным. У травянистых растений (*Poaceae* и *Artemisia*) в Москве пыление чаще наступает на 2–4 дня раньше (за исключением пыления злаков в 2016 г., начавшегося в двух точках наблюдения одновременно) (табл. 2, рис. 2). Возможно, более раннее начало пыления в Москве связано с высотой установки ловушки. В работе А. Ранттио-Лехтимаки с соавторами (Rantto-Lentimäki et al., 1991) было показано, что в ловушках, установленных на высоте человеческого роста, начало пыления травянистых растений фиксируется на одну-две

Т а б л и ц а 1

Характеристика пыления основных таксонов аэропалинологического спектра г. Рязань (2015–2016 гг.)

Таксон	Первое появление пыльцы (дата)	Начало ОПП (дата)	Продолжительность ОПП (дни)	Окончание ОПП (дата)	Пик пыления (дата)	$C_{\text{макс.}}$ (число пз на 1 м ³)	$\Sigma_{\text{сезон}}$ (число пз)	Последнее появление (дата)
2015 г.								
<i>Betula</i>	07.04	28.04	16	13.05	09.05	8671	23363	22.09
<i>Acer</i>	08.04	25.04	27	21.05	28.04	139	226	01.06
<i>Populus</i>	08.04	11.04	18	28.04	13.04	211	937	13.06
<i>Salix</i>	11.04	14.04	34	17.05	24.04	39	375	13.06
<i>Quercus</i>	28.04	28.04	26	23.05	13.05	55	209	06.06
<i>Fraxinus</i>	13.04	30.04	9	08.05	30.04	471	649	22.05
<i>Ulmus</i>	11.04	13.04	16	28.04	23.04	35	185	28.04
<i>Pinus</i>	14.04	21.05	23	12.06	22.05	255	1705	19.09
<i>Ambrosia</i>	–	–	–	–	17.09	25	116	
<i>Artemisia</i>	28.07	27.07	62	26.09	08.08	359	3347	27.09
Chenopodiaceae	16.04	26.06	93	25.09	27.07	13	280	27.09
<i>Plantago</i>	01.06	10.06	62	10.08	26.06	21	129	26.08
Poaceae	22.05	06.06	77	21.08	01.07	65	815	27.09
<i>Rumex</i>	22.05	02.06	70	10.08	12.06	7	112	13.09
<i>Urtica</i>	22.05	23.06	52	13.08	26.07	966	15935	27.09
2016 г.								
<i>Alnus</i>	14.03	16.03	34	18.04	04.04	312	1750	19.06
<i>Betula</i>	15.03	14.04	28	11.05	25.04	4922	28985	20.09
<i>Corylus</i>	18.03	31.03	24	23.04	06.04	34	175	02.08
<i>Acer</i>	09.04	19.04	13	01.05	19.04	497	1335	27.05
<i>Populus</i>	30.03	09.04	13	21.04	14.04	156	791	12.05
<i>Salix</i>	30.03	15.04	29	12.05	01.05	184	1411	02.06
<i>Quercus</i>	04.05	07.05	21	27.05	08.05	90	582	23.06
<i>Fraxinus</i>	15.04	25.04	10	04.05	30.04	265	938	20.05
<i>Ulmus</i>	07.04	09.04	23	01.05	13.04	65	225	23.05
<i>Pinus</i>	18.03	13.05	20	01.06	19.05	372	1472	17.09
<i>Ambrosia</i>	–	–	–	–	21.08	24	163	–
<i>Artemisia</i>	10.07	27.07	30	25.08	04.08	254	2575	25.09
Chenopodiaceae	15.06	12.07	49	29.08	24.08	58	396	23.09
<i>Plantago</i>	23.05	08.06	62	09.08	06.07	44	325	04.09
Poaceae	19.05	30.05	65	02.08	25.06	105	1460	22.09
<i>Rumex</i>	16.05	28.05	88	24.08	02.07	18	292	15.09
<i>Urtica</i>	28.05	18.06	65	21.08	21.06	1003	22761	25.09

О б о з н а ч е н и я: пз – пыльцевое зерно; $C_{\text{макс.}}$ – максимальная концентрация пз за сезон; $\Sigma_{\text{сезон}}$ – сумма пз за сезон; ОПП – основной период пыления.



1 – Москва, 2 – Рязань

Рис. 2. Особенности пыления индикаторных таксонов аэропалинологического спектра Рязани и Москвы (2015–2016 гг.)

недели раньше, чем на высоте 20 м. Кроме того, общая концентрация пыльцевых зерен травянистых растений, определенная на высоте 1,5 м, может в 10 раз превышать значения, полученные с ловушек на крыше зданий. Низкое расположение пыльцевой ловушки в большей степени отражает

локальное пыление, что особенно хорошо заметно на примере травянистых растений, так как в этом случае источник эмиссии пыльцы находится практически на уровне земли. В нашем случае более раннее начало пыления злаков и полыни в Москве может быть связано с относительно более низким

Т а б л и ц а 2

Сопоставление сроков и интенсивности пыления основных индикаторных таксонов Рязани и Москвы (2015–2016 гг.)

Таксоны	Начало ОПП		Разница (Рязань–Москва)		
	Москва	Рязань	начало пыления (дни)	продолжительность (дни)	продуктивность (пз)
2015 г.					
<i>Betula</i>	28.04.2015	28.04.2015	0	1	–37738
<i>Quercus</i>	09.05.2015	28.04.2015	–11	9	–603
Poaceae	04.06.2015	06.06.2015	2	0	–677
<i>Artemisia</i>	24.07.2015	27.07.2015	3	33	1473
2016 г.					
<i>Betula</i>	24.04.2016	14.04.2016	–10	8	3219
<i>Quercus</i>	04.05.2016	07.05.2016	3	7	–547
Poaceae	30.05.2016	30.05.2016	0	–19	–53
<i>Artemisia</i>	23.07.2016	27.07.2016	4	0	1035

расположением ловушки. Другое возможное объяснение – влияние климата крупного мегаполиса, более отчетливо заметное в Москве.

Анализ интенсивности пыления березы не позволил выявить никаких принципиальных различий между точками наблюдений. Для дуба показано, что суммарная годовая продукция в Москве была выше, чем в Рязани. Это может быть связано с локальными факторами: местоположением ловушки рядом с ботаническим садом МГУ и использованием дуба красного и черешчатого в посадках на территории университетского кампуса.

Продолжительность основного периода пыления древесных таксонов в Рязани больше, разница составляет 1 и 8 дней для березы и 7 и 9 дней для дуба. Возможно, это связано с влиянием метеорологических условий, однако это предположение требует проверки на основе более длительного временного ряда.

В течение двух сезонов в Рязани отмечалось более интенсивное пыление *Artemisia*, но более низкое Poaceae (табл. 2, рис. 2). Продолжительность Аэробιοлогические исследования в Москве проводятся при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-50-00029).

пыления травянистых таксонов очень сильно различается в разные сезоны. Разницу в пыльцевой продукции отчасти можно объяснить разницей в локальной ситуации вокруг точек отбора проб, в частности отсутствием пустырей в Москве в окрестностях ловушки, интенсивностью и временем стрижки газонов, высотой установки ловушек. Выявление региональных различий требует более длительных наблюдений.

Таким образом, в составе атмосферы г. Рязани в разные годы исследований (2015–2016) зарегистрированы 35–36 пыльцевых типов, среди которых количественно доминируют древесные анемофилы. Анализ таксономической принадлежности основных пыльцевых типов позволяет говорить о региональном характере спектра. Весь вегетационный сезон можно условно разделить на три периода пыления. Оценка времени начала, интенсивности и продолжительности пыления в Рязани и Москве не выявила закономерных временных сдвигов, которые можно было бы ожидать при анализе более длительных временных рядов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

Горбаренко Е.В. Температура воздуха // Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2015 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ

имени М.В. Ломоносова. Под ред. О.А. Шиловцевой М., 2016. С. 10–16 [Gorbarenko E.V. Temperatura vozdukhа // Ekologo-klimaticheskie kharakteristiki atmos-

- ferу в 2015 г. по данным meteorologicheskoi observatorii MGU imeni M.V. Lomonosova. Pod red. Shilovtsevoi O.A. M., 2016. S. 10–16].
- Константинов П.И.* Температура и влажность воздуха // Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2014 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ. Под ред. О.А. Шиловецкой и Е.И. Незваль М., 2015. С. 10–17 [*Konstantinov P.I.* Temperatura i vlazhnost' vozdukha // Ekologo-klimaticheskie kharakteristiki atmosfery v 2014 g. po dannym meteorologicheskoi observatorii MGU. Pod red. O.A. Shilovtsevoi i E.I. Nezval' M., 2015. S. 10–17].
- Кривцов В.А. и др.* Природа Рязанской области. Рязань, 2008. 407 с. [Krivtsov V.A. i dr. Priroda Ryazanskoï oblasti. Ryazan', 2008. 407 s.].
- Локощченко М.А., Ахиярова К.И.* Ветровой режим в нижнем 500-метровом слое // Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2014 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ. Под ред. О.А. Шиловецкой и Е.И. Незваль М., 2015. С. 54–74 [*Lokoshchenko M.A., Akhiyarova K.I.* Vetrovoi rezhim v nizhnem 500-metrovom sloe // Ekologo-klimaticheskie kharakteristiki atmosfery v 2014 g. po dannym meteorologicheskoi observatorii MGU. Pod red. O.A. Shilovtsevoi i E.I. Nezval' M., 2015. S.54–74].
- Посевина Ю.М., Северова Е.Э., Иванов Е.С.* Экология атмосферы: динамика пыления основных таксонов аэропалинологического спектра г. Рязани // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 1. С. 67–72 [*Posevina Yu.M., Severova E.E., Ivanov E.S.* Ekologiya atmosfery: dinamika pyleniya osnovnykh taksonov aeropalnologicheskogo spektra g. Ryazani // Byul. MOIP. Otd. biol. 2009. T. 114. Vyp. 1. S. 67–72].
- Посевина Ю.М., Северова Е.Э., Иванов Е.С.* Палиноэкологическая оценка качества атмосферного воздуха // Вестн. РУДН. Сер. Экол. и безоп. жизнедеят. 2010. № 5. С. 15–23 [*Posevina Yu.M., Severova E.E., Ivanov E.S.* Palinoekologicheskaya otsenka kachestva atmosfernogo vozdukha // Vestn. RUDN. Ser. Ekol. i bezop. zhiznedeyat. 2010. № 5. S. 15–23].
- Посевина Ю.М., Северова Е.Э., Иванов Е.С.* Межсезонная ритмика пыления раннецветущих древесных таксонов аэропалинологического спектра г. Рязани // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 4. С. 48–54 [*Posevina Yu.M., Severova E.E., Ivanov E.S.* Mezhsezonnaya ritmika pyleniya rannetsvetushchikh drevesykh taksonov aeropalnologicheskogo spektra g. Ryazani // Byull. MOIP. Otd. biol. 2011. T. 116. Vyp. 4. S. 48–54].
- Galán C., Smith M., Thibaudon M., Frenguelli G., Oteros J., Gehrig R., Berger U., Clot B., Brandao R.* EAS QC Working Group Pollen monitoring: minimum requirements and reproducibility of analysis // *Aerobiologia*. 2014. Vol. 30. P. 385–395.
- Nilsson S., Persson S.* Tree pollen spectra in the Stockholm region (Sweden), 1973–1980 // *Grana*. 1981. Vol. 20. P. 179–182.
- Posevina I.* First volumetric data on ragweed pollen in Ryazan' (Central Russian) // The 6-th European Symposium on Aerobiology of the European Aerobiology Society. Abstracts book. 2016. P. 279.
- Rantro-Lentimäki A., Koivikko A., Kupias R., Makinen Y., Pohjola A.* Significance of sampling height of airborne particles for aerobiological information // *Allergy*. 1991. Vol. 46. P. 68–76.

Поступила в редакцию / Received 07.02.2017
Принята к публикации / Accepted 18.06.2017

DYNAMICS OF POLLEN RAIN OF RYAZAN' CITY: THE FIRST VOLUMETRIC DATA

Yu.M. Posevina¹, E.E. Severova²

Aerobiological studies were performed in 2015–2016 by Hirst-type volumetric trap (Lanzoni VPPS 2010). Pollen calendar was developed; pollination dynamics of the main taxa of pollen spectrum was analyzed. The results of monitoring were compared with the data from Moscow aerobiological station. The pollination period was divided into 3 parts. The analysis of start, intensity and duration of pollination of indicator taxa (*Betula*, *Quercus*, *Poaceae*, *Artemisia*) didn't reveal any differences in temporal parameters of pollination in spite of more southern location of Ryazan'. The greatest difference was marked for the pollination intensity of herbaceous species. It can be connected with trap locations and peculiarities of metropolis climate.

Key words: aerobiology, volumetric method, Ryazan'.

Acknowledgement. Aerobiological monitoring in Moscow was performed with financial support of Russian Science Foundation, project 14-50-00029 “Scientific basis of the national biobank – depository of the living systems” (branch “Plants”).

¹ Posevina Yulia Mikhailovna, Department of Biology and Methods of Teaching, Faculty of Natural Science and Geography, S.A. Esenin Ryazan' State University (posevina_julia@mail.ru);

² Severova Elena Erastovna, Department of Morphology and Systematics of Higher Plants, Biological Faculty, M.V. Lomonosov Moscow State University (elena.severova@mail.ru).

УДК 551:734 (470.4+574.1)

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ДЕВОНСКИХ *ANCYROSPORA MELVILLENSIS* OWENS

О.П. Тельнова¹

Изучены споры *Ancyrospora melvillensis* Owens из девонских отложений Южного Тимана (северо-восток европейской части России). Эскина *A. melvillensis* состоит из двух слоев. Внутренний слой представлен непрерывными концентрическими ламеллами. Внешний слой толстый, состоит из петлеобразных структур (анастомозирующих ламелл). Ультратонкое строение спородермы *Ancyrospora melvillensis* имеет сходство со структурой эскины спор некоторых плауновидных.

Ключевые слова: Девон, морфология, ультраструктура эскины *Ancyrospora melvillensis* Owens.

Миоспоры рода *Ancyrospora* Richardson широко распространены в отложениях девонского возраста, что делает их важными для межрегиональных корреляций и в палеогеографических построениях. Несмотря на длительную историю изучения *Ancyrospora* (McGregor, 1960; McGregor, Camfield, 1976; McGregor, Owens, 1966; McGregor, Richardson, 1960; Allen, 1965; Owens, 1971; Playford, 1992 и др.), остается недостаточно полным знание морфологии, систематики, стратиграфического и географического распространения большинства видов. В настоящее время перспективной составляющей в палинологических исследованиях является изучение ультраструктуры спородермы как инситных, так и дисперсных миоспор. Результаты этих исследований позволяют устанавливать ботаническую принадлежность последних, детализировать биостратиграфические построения, уточнять палеогеографические ареалы.

В состав рода *Ancyrospora* входят трилетные радиальные акаватные псевдозонатные миоспоры, треугольно-округлого и округлого очертания. Щель разverzания губастая, лучи щели обычно прямые, длиной почти в радиус миоспоры. Скульптура на дистальной поверхности миоспоры в виде длинных шиповидных выростов с характерными якоревидными верхушками.

Очень важный морфологический признак рода *Ancyrospora* – крупные шиповидные выросты с якоревидными верхушками – широко распространен в разных таксонах миоспор. Впервые он появился у миоспор в конце раннего девона, в средне-позднедевонское время этот признак приобретают миоспоры не менее пятнадцати родов,

фактически исчезающие в раннем карбоне. В более молодых палинокомплексах споры с таким признаком встречаются редко, хотя продолжают существовать до настоящего времени. Они продуцируются некоторыми водными гетероспоровыми папоротниками (например, *Azolla*), у которых бифуркатные выросты способствуют плавучести спор. Функциональность столь длительно существовавшего морфологического признака в разных группах растений детально обсудил Ч. Вельман (Wellman, 2002). Он рассмотрел разнообразные гипотезы и пришел к заключению о мультифункциональности бифуркатных выростов в полифилитических группах девонских и более молодых растений.

Наиболее смелое и оригинальное предположение высказано А.П. Никитиным: «зацепки» (якоревидные верхушки) предохраняли девонские споры от возможной гибели: «При освоении новой для них среды, суши, выходцам из моря приходилось, между прочим, избегать заноса в места не возможные для жизни» (Никитин, 1934, с.1088). Здесь и далее в литературном анализе используется терминология авторов цитируемых публикаций.

Д. Ричардсон (Richardson, 1960) первоначально описал миоспоры данного рода как «одномешковые». Позже (Richardson, 1962), изучив поперечные срезы этих миоспор, он сделал вывод об отсутствии расслоения эскины и описал экваториальную структуру как толстую оторочку (flange).

Ч. Велман (Wellman, 2002) исследовал ультраструктуру *Ancyrospora grandispinosa* Richardson и *A. ancycra* (Eisenack) Richardson и отметил, что оба вида имеют сходное ультратонкое

¹ Тельнова Ольга Павловна – вед. науч. сотр. лаборатории стратиграфии Института геологии Коми НЦ УрО РАН, докт. геол.-мин. наук (telnova@geo.komisc.ru).

строение экзины. Она состоит из двух слоев: внутренний представлен концентрическими ламеллами. Внешний слой (экзоэксина) толстый, состоит из анастомозирующих ламелл. Экзоэксина в экваториальном плане образует псевдозону (pseudozonate, sensu Wellman, 2001), которая может иметь разную ширину. Выросты так же имеют экзоэксинальное строение. Ч. Велман (Wellman, 2002) детально анализирует возможные филогенетические связи изученных дисперсных спор со спорами фоссильных и современных растений. В настоящее время ультратонкое строение экзины установлено у дисперсных спор с крупными выростами *Nikitinsporites canadensis* Chaloner, выделенных Р. Чалонером (Chaloner, 1959) из девонских отложений арктических островов Канады. Экзина дисперсных спор двухслойная (Taylor et al., 1980): внутренний слой – толстый ламеллярный, внешний – такой же толстый, но рыхлый, губчатый. Отмечено, что подобное строение экзины сходно с ультраструктурой мегаспор *Isoetes u Selaginella* (Lugardon, 1990; Tryon, Lugardon, 1991).

Дисперсные споры *N. canadensis* сближаются с мегаспорами девонского растения *Kryshstofovichia africana* Nikitin, которое предположительно относится к плауновидным (Taylor et al., 1980). Однако неоспоримых фактов, подтверждающих это предположение, пока нет. *K. africana* представлен только мегаспорами, мега- и микроспорангиями (вегетативные части растения в местонахождении фоссильных отсутствуют) (Никитин, 1934). Ч. Велман (Wellman, 2002) в конце своего детального анализа морфологии, ультраструктуры изученных дисперсных спор приходит к выводу, что только изучение спор *in situ* позволит решить вопрос об их ботанической принадлежности.

Описана морфология и ультратонкое строение спородермы *Ancyrospora ampulla* Owens из средне-позднедевонских отложений Тимано-Печорской нефтегазонасной провинции. Изучение с помощью трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) показало, что экзина толстая, многоламеллярная, в ее внутреннем слое ламеллы плотно прилегают друг к другу. В направлении к внешней стороне спородермы ламеллы расслаиваются, образуя вначале незначительные полости, затем петлеобразные структуры. Сходная структура была ранее описана во внешнем слое спородермы микроспор позднедевонского плауновидного растения *Kossovella timanica* Petrosjan (Тельнова, 2007)

К настоящему времени детально изучены с применением световой и электронной сканирующей и трансмиссионной микроскопии четыре вида миоспор формального рода *Ancyrospora*: *A.*

grandispinosa и *A. ancycra* из среднедевонских отложений Шотландии (Wellman, 2002), а также *A. ampulla* (Telnova, 2007) и *A. melvillensis* Owens из средне-позднедевонских отложений Тимано-Печорской провинции.

Методы исследований и материал

Методика исследований и инструментарий детально описаны в предыдущих работах (Мейер-Меликян, Тельнова, 1990; Тельнова, Мейер-Меликян, 1993).

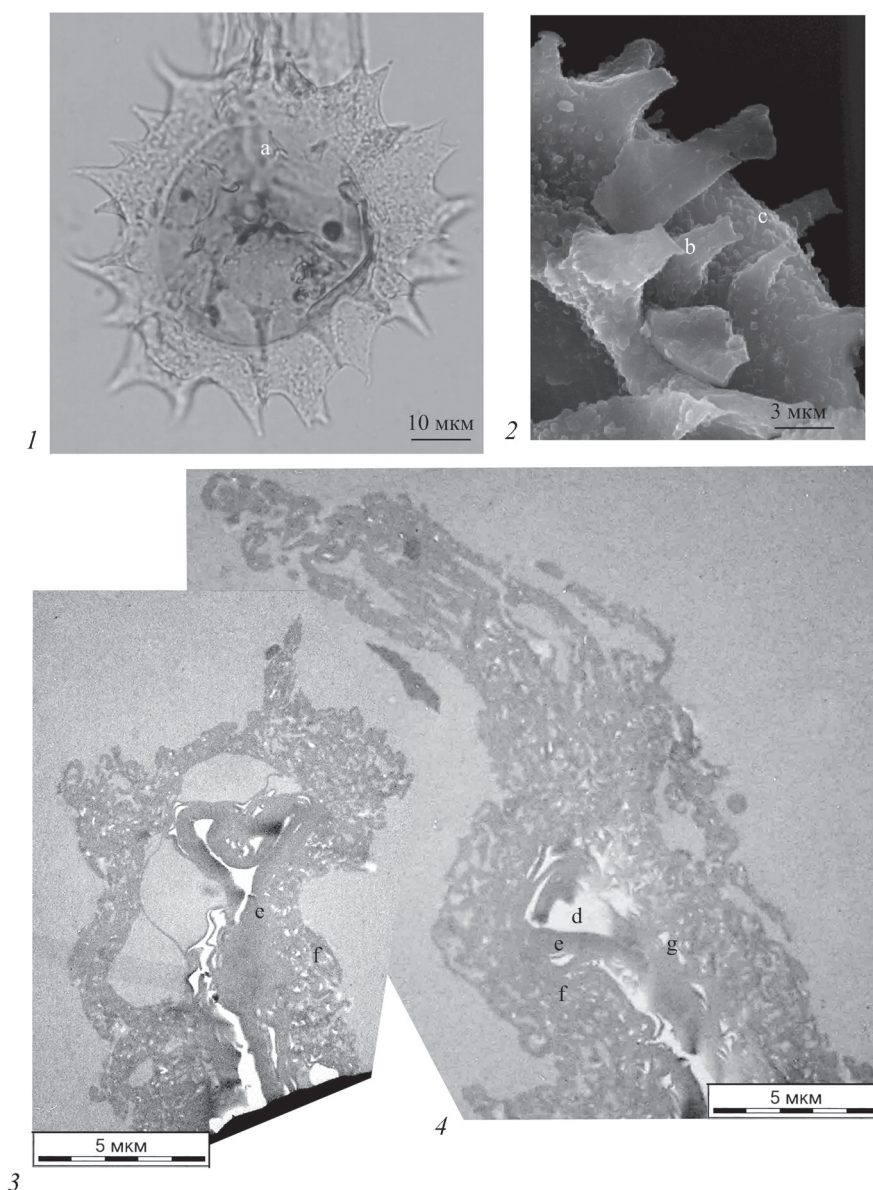
Миоспоры исследовали на биологическом микроскопе «Биолам И» в проходящем свете с увеличением $\times 400$, $\times 600$, $\times 1000$ (в качестве иммерсионной жидкости использовали кедровое масло). Споры фотографировали на том же микроскопе с бинокулярной насадкой МФН цифровым фотоаппаратом «Canon EOS 1000D». Микроскульптуру изучали и фотографировали в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) «Philips XL 30». Ультратонкие срезы оболочек миоспор (три экземпляра) изучали на трансмиссионном электронном микроскопе «JEOL 100». Световую и сканирующую электронную микроскопию проводили в лабораториях Института геологии Коми НЦ УрО РАН, трансмиссионную – в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова. Автор благодарен ведущему научному сотруднику кафедры высших растений МГУ С.В. Полевой за помощь в проведении электронно-микроскопических исследований.

В настоящей работе представлены результаты изучения дисперсных миоспор *A. melvillensis* из обн. 13, 14; франский ярус, верхняя часть тиманской – нижняя часть устьярегской свит (Telnova 2007), Южный Тиман (Ухтинский р-н, пос. Водный, правый берег р. Ухта).

Мацерационные осадки пород, препараты и фотодокументация хранятся в лаборатории стратиграфии и в Геологическом музее Института геологии Коми НЦ УрО РАН, Россия, Республика Коми, номер коллекции 471.

Описание

Ancyrospora melvillensis (рисунок), радиальные трехлучевые акаватные миоспоры, округло-треугольного очертания, с широкой экваториальной псевдозоной. Щель разверзания губастая, лучи щели извилистые, длиной почти в радиус миоспоры. Проксимальная сторона экзины покрыта мелкими шипиками (основания шипиков 0,4–0,6 мкм; высота 0,5–0,9 мкм). На дистальной стороне экзины расположены крупные шиповидные выросты с якоревидными верхушками. Диаметр основания



Ancyrospora melvillensis Owens: 1 – общий вид в световом микроскопе, 2 – фрагмент дистальной поверхности в СЭМ, 3, 4 – ультратонкие срезы спородермы (поперечные срезы в области псевдозоны), ТЭМ; препарат № 2, обн. 14; поздний девон, франкий ярус, верхняя часть тиманской свиты, Южный Тиман (Ухтинский р-н, пос. Водный, правый берег р. Ухта). Условные обозначения: а – губастая щель; b – шиповидные выросты с якоревидными верхушками (бифуркирующие шипы); с – мелкие шипики; d – внутренняя часть споры; e – эндэкзина; f – эктэкзина, g – воздушные полости на стыке энд- и эктэкзины

конусовидных шипов 5–10 мкм, высота шипов 8–13 мкм. Размер миоспор 45–90 мкм.

На ультратонких срезах в ТЭМ (рисунок, 3, 4) наблюдается толстая экзина. В ее внутреннем слое (эндэкзина) ламеллы плотно прилегают друг к другу. В направлении к внешней стороне (эктэкзина) ламеллы расслаиваются, образуя вначале незначительные полости, затем петлеобразные структуры или анастомозирующие ламеллы (*sensu* Wellman, 2002). На ультратонких срезах эктэкзина выглядит крупноячеистой. В области щели она утолщается, а просветы ячеек в основ-

ном ориентируются параллельно щелевому отверстию. Эктэкзина в экваториальном плане образует псевдозону.

Дистальная и проксимальная стороны экзины отличаются по скульптуре поверхности. Проксимальная поверхность относительно ровная, покрыта мелкими шипиками. На дистальной стороне многочисленные выросты. Ультратонкое строение внешнего слоя с петлеобразными структурами аналогично эктэкзине микроспор позднедевонского плауновидного растения *Kossoviella timanica* Petrosjan (Telnova, 2007).

Выводы

Результаты исследований ультраструктуры спородермы *A. melvillensis* и *A. ampulla* (Tel'nova, 2007) подтверждают выводы Велмана (Wellman, 2002) о том, что споры являются псевдозонатными. Это, вероятно, изоспоры, которые продуцировались гомоспоровыми растениями, так как внутренний слой их экзины значительно отличается от эндэкины микроспор гетероспорового позднедевонского плауновидного растения *Kossoviella timanica*. Они не могли быть мегаспорами, от которых так же существенно отличаются ультратонким строением спородермы (у девонских мегаспор, изученных *in situ*, губчатая эктэкина, в том числе и у *K. timanica*) (Тельнова, Мейер-Меликян, 1993; Тельнова, 2007).

Анализ ультраструктуры спородермы четырех видов миоспор рода *Ancyrospora* показал, что большое сходство имеется у одновозрастных видов и значительное различие между парами видов среднедевонского (*A. grandispinosa* и *A. ancurea*) и средне-позднедевонского возраста (*A. ampulla* и *A. melvillensis*). Можно предположить, что продуценты этих пар миоспор имели таксономическое раз-

личие на родовом или еще более высоком иерархическом уровне, однако, все они принадлежали, судя по общей схеме ультратонкого строения спородермы, к одной филогенетической линии растений (Тельнова, 2005; Wellman, 2002).

В изменении ультраструктуры спородермы спор рода *Ancyrospora* от более древних (среднедевонских) к более молодым (позднедевонским) наблюдается эволюционный тренд.

1. Эндэкина меняется от плотной многоламеллярной к более рыхлой (с увеличением количества и размеров воздушных полостей между ламеллами), с образованием «петлеобразных» структур (Тельнова, 2007) или анастомозирующих ламелл (*sensu* Wellman, 2002);

2. Происходит формирование у позднедевонских видов спор *Ancyrospora* крупных воздушных полостей на стыке энд- и эктэкины. Происходит также четкое разграничение слоев экзины.

Анализ морфологии и ультраструктуры спородермы изученных представителей рода *Ancyrospora* позволяет уточнить диагностические признаки и выявить эволюционный тренд в развитии спородермы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Мейер-Меликян Н.Р., Тельнова О.П. Методика электронно-микроскопических исследований ископаемых пыльцевых зерен и спор // Новые научные методики. Сыктывкар, 1990. Вып. 36. 24 с. [Meier-Melikiyan N.R., Tel'nova O.P. Metodika elektronno-mikroskopicheskikh issledovaniy iskopaemykh pyl'tsevykh zeren i spor // Novye nauchnye metodiki. Syktывkar. Geoprint.1990. Вып. 36. 24 с.].
- Никитин А.П. Ископаемые растения петинского горизонта девона Воронежской области // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1934. № 7. С. 1079–1090 [Nikitin A.P. Iskopaemye rasteniya petinskogo gorizonta devona Voronezhskoi oblasti // Izv. AN SSSR. Ser. geol. 1934. № 7. S. 1079-1090].
- Тельнова О.П. Эволюционные тренды спор древнейших наземных растений // Докл. АН. 2005. Т. 401. № 3. С. 1–5 [Tel'nova O.P. Evolyutsionnye trendy spor drevneishikh nazemnykh rastenii // Dokl. AN. 2005. T. 401. № 3. S. 1–5].
- Тельнова О.П., Мейер-Меликян Н.Р. Споры пограничных отложений девона и карбона Тимано-Печорской провинции. Л., 1993. 77 с. [Tel'nova O.P., Meier-Melikiyan N.R. Spory pogranichnykh otlozhenii devona i karbona Timano-Pechorskoi provintsii. L., 1993. 77 s.].
- Тельнова О.П. Миоспоры из средне-верхнедевонских отложений Тимано-Печорской нефтегазозной провинции. Екатеринбург, 2007. 136 с. [Tel'nova O.P. Miospory iz sredne-verkhnedevonskikh otlozhenii Timano-Pechorskoi neftegazonosnoi provintsii. Ekaterinburg, 2007. 136 s.].
- Allen K.C. Lower and Middle Devonian spores from North and Central Vestspitsbergen // Palaeontology. 1965. Vol. 8. P. 687–748.
- Chaloner W.G. Devonian megaspores from Arctic Canada // Paleontology. 1959. Vol. 1. P. 321–332.
- Lugardon B. Pteridophyte sporogenesis: a survey of spores wall ontogeny and fine structure in a polyphyletic plant group / Microspores: evolution and ontogeny. L., 1990. P. 95–120.
- McGregor D.C. Devonian spores from Melville Island, Canadian Arctic Archipelago // Palaeontology. 1960. Vol. 3. P. 26–44.
- McGregor D.C., Camfield M. Upper Silurian? to Middle Devonian spores from the Moose River Basin, Ontario // Bull. Geol. Surv. Canada. 1976. Vol. 263. P. 1–63.
- McGregor D.C., Owens B. Illustrations of Canadian fossils: Devonian spores of eastern and northern Canada // Geol. Surv. Canada. Paper 66–30. 1966. P. 1–66.
- McGregor D.C., Playford G. Canadian and Australian Devonian spores: zonation and correlation // Bull. Geol. Surv. Canada. 1992. Vol. 438. P. 1–125.
- Owens B. Miospores from the Middle and early Upper Devonian rocks of the Western Queen Elizabeth Islands, Arctic Archipelago // Geol. Surv. Canada. Paper. 1971. Vol. 70. N 38. 157 p.
- Richardson J.B. Spores from the Middle Old Red Sandstone of Cromarty, Scotland // Palaeontology. 1960. Vol. 3. P. 45–63.

- Richardson J.B. Spores with bifurcate processes from the Middle Old Red Sandstone of Scotland // *Palaeontology*. 1962. Vol. 5. P. 171–194.
- Taylor T.N., Maihle H.J., Hills L.V. Morphological and ultrastructural features of *Nikitinospores canadensis* Chaloner, a Devonian megaspore from the Frasnian of Canada // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1980. Vol. 30. N 1–2. P. 89–99.
- Tryon A.F., Lugardon B. Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. N.Y., 1991. 648 p.
- Wellman C.H. Morphology and ultrastructure of Devonian spores: *Samarisporites (Cristatisporites) orcadensis* (Richardson) Richardson 1965 // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2001. Vol. 116. P. 87–107.
- Wellman C.H. Morphology and wall ultrastructure in Devonian spores with bifurcate tipped processes // *Int. Journ. of Plant Sci.* 2002. Vol. 163/ P. 451–474.

Поступила в редакцию / Received 14.01.2017
Принята к публикации / Accepted 18.06.2017

THE MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF DEVONIAN *ANCYROSPORA MELVILLENSIS* OWENS

O.P. Telnova¹

The ultrathin structure of exine of *Ancyrospora melvillensis* Owens was determined. It consists of two layers. The inner layer is formed by continuous concentric lamellae. The outer layer is thick and composed by loop-like structures (anastomosing lamellae). The structure of sporoderm of *Ancyrospora melvillensis* has similarities with exine of recent and ancient lycopsids.

Key words: Devon, morphology, ultrastructure and phylogeny of *Ancyrospora melvillensis* Owens.

¹ Telnova Olga Pavlovna, stratigraphic laboratory, Institute of Geology, Komi Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences.

Biological series
Volume 122. Part 4
2017

C O N T E N T S

<i>Kiseleva N.V.</i> Status of the European Mink in Russia and Actions on Conservation	3
<i>Mineev O.Yu., Mineev Yu.N.</i> Population Changes and Distribution of the Willow Grouse in East-European Tundra of Russia	8
<i>Timofeev A.N.</i> Ethology of the Blind Worm <i>Anguis fragilis</i> L, 1758 on Dirt Roads in the Forest Ecosystems	19
[Tsirikov M.N.] Some Coleoptera (Insecta) Characteristics of the Main Types of Habitats of Galichya Gora Reserve	24
<i>Toskina I.N.</i> <i>Ptilinastidius mirabilis</i> gen. n., sp. n. – New Genus and Species of Wood-Borers from Brazil (Coleoptera: Ptinidae: Ptiliniinae)	30
<i>Sheveleva N.G., Timoshkin O.A., Misharina E.A.</i> Dynamics of Zooplankton Communities in Shallow Parts of Northern Baikal During Blooms of Green Filamentous Algae <i>Spirogyra</i> spp. (Chlorophyta, Zygnematophyceae) in 2013–2014	35
<i>Zavialova N.E.</i> For the anniversary of Nonna Robertovna Meyer-Melikyan (1937–2003) . . .	45
<i>Bolikhovskaya N.S., Kozlikin M.B., Shunkov M.V., Ul'yanov V.A., Faustov S.S.</i> New Palynological Data from the Unique Paleolithic Site of Denisova Cave in Northwest Altai	46
<i>Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Cinman P.A.</i> Underlining Mechanisms of Exine Formation and their Meaning for Structure Diversity	61
<i>Ershova E.G., Chendev Yu.G., Alexandrovski A.L., Shapovalov A.C., Ponomarenko E.V.</i> Reconstruction of Bioclimatic Conditions and Anthropogenic Transformation of Environment Based on Peat Deposits in the Upper Reaches of Vorskla (Belgorod Region)	71
<i>Zavialova N.E., Polevova S.V., Tekleva M.V., Bogdanov A.G.</i> Prospects of Methods for Studies of Fossil Sporoderms	80
<i>Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A.</i> Anthropogenic Influence on Vegetation of Polistovo-Lovatskaya Mire System: Palynological Data	87
<i>Polevova S.V.</i> Comparison of the Timing of Sporoderm Development in <i>Aristolochia clematitidis</i> L. and <i>Aristolochia manshuriensis</i> Kom.	96
<i>Posevina Yu.M., Severova E.E.</i> Dynamics of Pollen Rain of Ryazan' City: the First Volumetric Data	102
<i>Telnova O.P.</i> Morphology and Ultrastructure of Devonian <i>Ancyrospora melvillensis</i> Owens	109

**ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ ЖУРНАЛА
«БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ.
ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ»**

Журнал «Бюллетень МОИП. Отдел биологический» публикует статьи по зоологии, ботанике, общим вопросам охраны природы и истории биологии, а также рецензии на новые биологические публикации, заметки о научных событиях в разделе «Хроника», биографические материалы в разделах «Юбилеи» и «Потери науки». К публикации принимаются преимущественно материалы членов Московского общества испытателей природы. Никаких специальных направлений, актов экспертизы, отзывов и рекомендаций к рукописям статей не требуется.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

Рукописи по зоологии следует направлять Свиридову Андрею Валентиновичу по электронной почте на адрес: sviridov@zmmu.msu.ru.

Рукописи по ботанике следует направлять Ниловой Майе Владимировне по электронной почте на адрес: moir_secretary@mail.ru. Печатный вариант рукописи отправлять не нужно.

Контактные телефоны: (495)939-27-21 (Нилова, ботаника); (495)629-48-73 (Свиридов, зоология). Редакция оставляет за собой право не рассматривать рукописи, превышающие установленный объем или оформленные не по правилам.

Правила оформления рукописи

1. Рукописи, включая список литературы, таблицы, иллюстрации и резюме, не должны превышать 15 страниц для сообщений, 22 страницы для статей обобщающего характера и излагающих существенные научные данные, 5 страниц для рецензий и хроникальных заметок. В работе обязательно должен быть указан УДК. Подписи к рисункам, список литературы и резюме следует начинать с отдельных страниц. Страницы должны быть пронумерованы. В научной номенклатуре и при таксономических процедурах необходимо строго следовать последнему изданию Международного кодекса зоологической или ботанической номенклатуры. Это относится и к приведению авторов названий таксонов, употреблению при этом скобок, использованию сокращений типа «sp. n.» и т.д. В заголовке работы следует указать на таксономическую принадлежность объекта(ов) исследования. Например: (Aves, Sylviidae). Латинские названия родового и более низкого ранга следует давать курсивом, более высокого ранга — прямым шрифтом. Названия синтаксонов всех рангов следует выделять курсивом. Фамилии авторов названий таксонов и синтаксонов, а также слова, указывающие на ранг названий («*subsp.*», «*subgen.*» и т.п.) даются прямым шрифтом. Названия вновь описываемых таксонов, а также новые имена, возникающие при комбинациях и переименованиях, выделяются полужирным шрифтом.

2. При оформлении рукописи применяется двойной межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – обычный (2 см сверху-снизу, 3 см – слева, 1,5 см – справа). Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Файлы подаются в формате MS Word с расширением .doc, docx или .rtf.

4. В ссылках на литературу в тексте работы приводится фамилия автора с инициалами и год публикации в круглых скобках, например: «как сообщает А.А. Иванова (1981)». Если автор публикации в тексте не указывается, ссылка должна иметь следующий вид: «ранее сообщалось (Иванова, 1981), что...». Если авторов литературного источника три и более, ссылка дается на первую фамилию: «(Иванова и др., 1982)». Ссылки на публикации одного и того же автора, относящиеся к одному году, обозначаются буквенными индексами: «(Матвеев, 1990а, 1990б, 1991)». В списке литературы работы не нумеруются. Каждая работа должна занимать отдельный абзац. Кроме фамилии и инициалов автора(ов) (перечисляются все авторы), года издания и точного названия работы, в списке литературы обязательно нужно указать место издания (если это книга), название журнала или сборника, его том, номер, страницы (если это статья). Для книг указывается общее число страниц. Примеры оформления библиографической записи в списке литературы:

Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

Конспект флоры Рязанской Мещеры / Под ред. В.Н.Тихомирова. М., 1975. 328 с. [или С. 15–25, 10–123].

Нечаева Т.И. Конспект флоры заповедника Кедровая Падь // Флора и растительность заповедника Кедровая падь. Владивосток, 1972. С. 43—88 (Тр. Биол.-почв. ин-та Дальневост. центра АН СССР. Нов. сер. Т. 8. Вып. 3).

Юдин К.А. Птицы // Животный мир СССР. Т. 4. М.; Л., 1953. С. 127–203.

Толмачев А.И. Материалы для флоры европейских арктических островов // Журнал Русского ботанического общества. 1931. Т. 16. Вып. 5–6. С. 459–472.

Randolph L.F., Mitra J. Karyotypes of *Iris pumila* and related species // Am. J. of Botany. 1959. Vol. 46. N 2. P. 93–103.

Кроме обычного списка литературы необходим транслитерированный список литературы (References). Приводится отдельным списком, с учетом всех позиций основного списка литературы. Русскоязычные работы указываются в латинской транслитерации; при наличии переводной версии можно указать ее библиографическое описание вместо транслитерированного. Библиографические описания прочих источников приводятся на языке оригинала. Работы в списке приводятся по алфавиту. Для составления списка рекомендуется использование программы транслитерации на сайте <http://translit.net/ru/?account=bsi>

5. Иллюстрации представляются отдельными файлами с расширением .tiff (.tif) или .jpg с разрешением 300 (для фотоиллюстраций), 600 (для графических рисунков). Иллюстрации не должны превышать размера 17×26 см. В статье не должно быть более трех плат иллюстраций (включая и рисунки, и фотографии). Цветные иллюстрации не принимаются.

6. Название работы, фамилии и инициалы авторов, резюме, ключевые слова, ссылки на источники финансирования даются на английском и русском языках. Редакция не будет возражать против пространного резюме (до 1,5 страниц), если оно будет написано на хорошем научном английском языке. Для рецензий и заметок следует привести только перевод заглавия и английское написание фамилий авторов.

7. В рукописи должны быть указаны для всех авторов: фамилия, имя, отчество, место работы, должность, звание, ученая степень, служебный адрес (с почтовым индексом), номер служебного телефона, адрес электронной почты и номер факса (если Вы располагаете этими средствами связи).

8. Материалы по флористике, содержащие только сообщения о находках растений в тех или иных регионах, публикуются в виде заметок в разделе «Флористические находки». Заметки должны быть представлены куратору в электронном и распечатанном виде. Электронная версия в форматах *.doc или *.rtf, полностью идентичная распечаткам, отправляется по электронной почте прикрепленным файлом на адрес allium@hotmail.ru или предоставляется на дискете или CD-диске. Два экземпляра распечаток отправляются почтой по адресу: 119992, Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет, Гербарий, Серегину Алексею Петровичу или предоставляются в Гербарий МГУ лично (ком. 401 биолого-почвенного корпуса). Для растений, собранных в Европе, следует указывать точные географические координаты. В качестве образца для оформления подобных заметок следует использовать публикации в вып. 3 или 6 за 2006 г. «Флористические заметки» выходят в свет два раза в год в третьем и шестом выпусках каждого тома. Комплектование третьего номера куратором заканчивается 1 декабря, шестого – 15 апреля. Во «Флористических заметках» публикуются оригинальные данные, основанные на достоверных гербарных материалах. Представленные данные о находках в виде цитирования гербарных этикеток не должны дублироваться авторами в других периодических изданиях, сборниках статей, тезисах и материалах конференций. Ответственность за отбор материала для публикации полностью лежит на авторе. Изложение находок в заметке должно быть по возможности кратким. Не допускаются обширная вводная часть, излишне длинное обсуждение находок и перегруженный список литературы. Роды располагаются по системе Энглера, виды внутри родов – по алфавиту. Предоставляемая рукопись должна быть тщательно проверена и не содержать сомнительных данных. Оформление рукописей должно максимально соответствовать опубликованным «Флористическим заметкам» в последнем номере журнала. Размер одной заметки не должен превышать 27 500 знаков (включая пробелы). Таблицы, карты, рисунки не допускаются. Большие по объему рукописи или рукописи, содержащие нетекстовые материалы, могут быть приняты в журнал «Бюллетень МОИП. Отдел биологический» в качестве статьи на общих основаниях. Редакция оставляет за собой право сокращения текста заметки или отклонения рукописи целиком. В редакторе MS WORD любой версии рукопись должна быть набрана шрифтом Times New Roman (12 пунктов) через два интервала и оформлена таким же образом, как в последних опубликованных выпусках «Флористических заметок». Это касается объема вступительной части, порядка следования данных при цитировании этикеток, обсуждения важности находок, благодарностей, правила оформления литературы (только важные источники!). Дополнительные данные (фитоценотические, диагностические, номенклатурные, систематические) публикуются в исключительных случаях, когда найденный вид является новым для какого-либо обширного региона (России в целом, европейской части, Кавказа и т.п.) или данные о нем в доступных русскоязычных источниках представляются неполными или ошибочными.

9. Рецензии на книги, вышедшие тиражом менее 100 экз., препринты, рефераты, работы, опубликованные более двух лет назад, не принимаются. Рецензии, как правило, не следует давать названия: ее заголовком служит название рецензируемой книги. Обязательно нужно приводить полные выходные данные рецензируемой работы: фамилии и инициалы всех авторов, точное название (без сокращений, каким бы длинным оно ни было), подзаголовки, место издания, название издательства, год публикации, число страниц (обязательно), тираж (желательно).